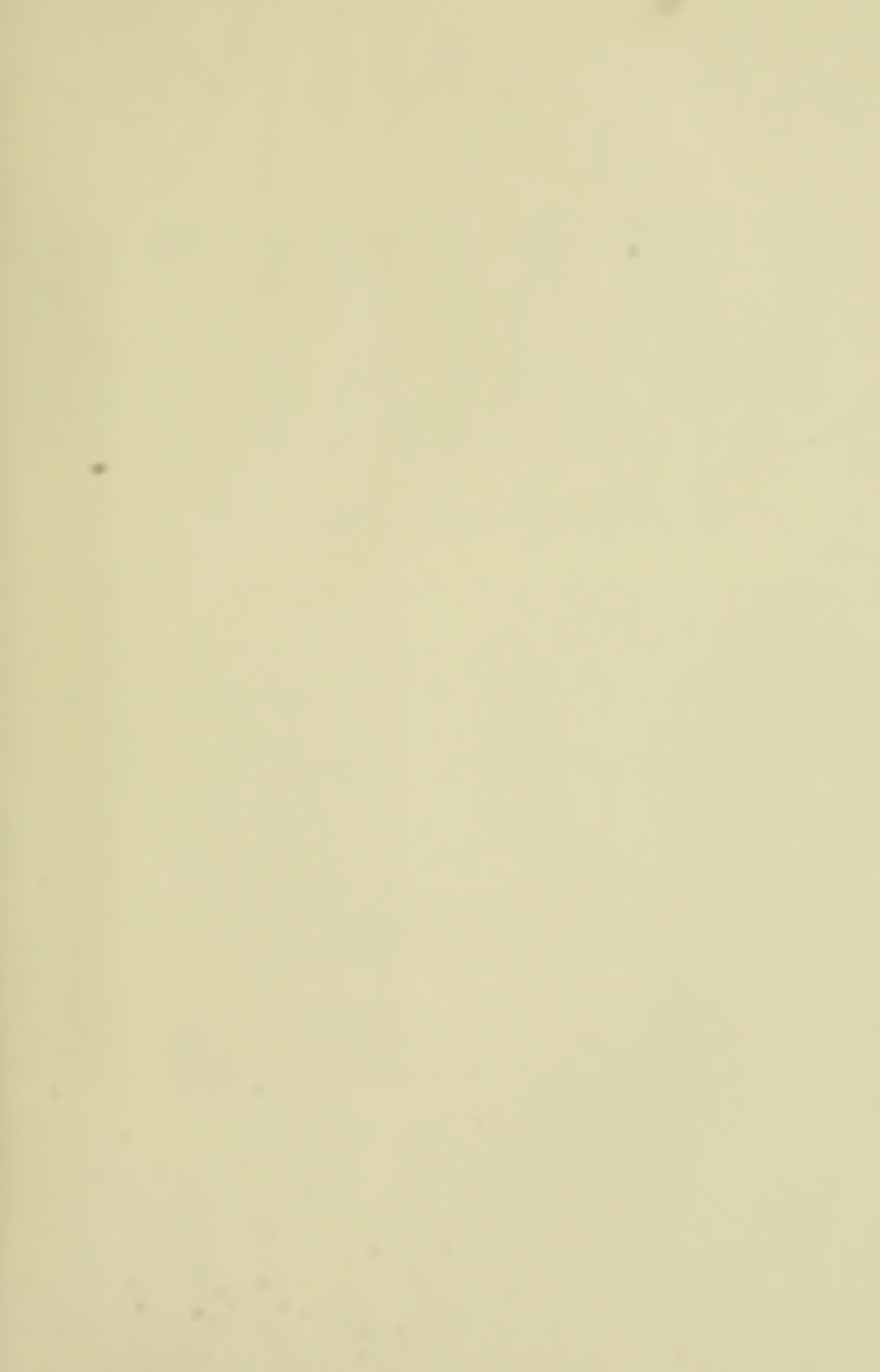










SPIXIANA

Zeitschrift für Zoologie

Contributions to the systematics of the Chironomidae

(Insecta, Diptera)

Edited
by
Martin Baehr

SPIXIANA • Supplement 20 • München, 01. März 1994 • ISSN 0177-7424 • ISBN 3-923871-78-3

SPIXIANA

ZEITSCHRIFT FÜR ZOOLOGIE

herausgegeben von der

ZOOLOGISCHEN STAATSSAMMLUNG MÜNCHEN

SPIXIANA bringt Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Zoologischen Systematik mit Schwerpunkten in Morphologie, Phylogenie, Tiergeographie und Ökologie. Manuskripte werden in Deutsch, Englisch oder Französisch angenommen. Pro Jahr erscheint ein Band zu drei Heften.
Umfangreiche Beiträge können in Supplementbänden herausgegeben werden.

SPIXIANA publishes original papers on Zoological Systematics, with emphasis on Morphology, Phylogeny, Zoogeography and Ecology. Manuscripts will be accepted in German, English or French. A volume of three issues will be published annually. Extensive contributions may be edited in supplement volumes.

Redaktion – Editor-in-chief
M. BAEHR

Fotoarbeiten: M. MÜLLER
Einbandgestaltung: Architekturbüro H.-J. SCHMIDT-SCHICKETANZ und Partner Dipl. Ing. Jan LEWERENZ
Grundriß und Schnitt der Zoologischen Staatssammlung

Manuskripte, Korrekturen und Besprechungsexemplare sind zu senden an die

Manuscripts, galley proofs, commentaries and review copies of books should be addressed to

Redaktion SPIXIANA
ZOOLOGISCHE STAATSSAMMLUNG MÜNCHEN
Münchhausenstraße 21, D-81247 München
Tel. (089) 8107-0 – Fax (089) 8107-300

SPIXIANA – Journal of Zoology
published by
The State Zoological Collections München

Die Deutsche Bibliothek - CIP-Einheitsaufnahme

[Spixiana / Supplement]
Spixiana : Zeitschrift für Zoologie, Supplement. - München : Pfeil.
Früher Schriftenreihe
Fortlaufende Beil. zu: Spixiana
ISSN 0177-7424
20. Contributions to the systematics of the chironomidae. - 1994
Contributions to the systematics of the chironomidae :
(insecta, diptera) / ed. by Martin Baehr. - München : Pfeil, 1994.
(Spixiana : Supplement ; 20)
ISBN 3-923871-78-3
NE: Baehr, Martin [Hrsg.]

Satz: Desktop Publishing mit PageMaker®
Lithographien: Druckteufel GmbH, Atelier für Druck und Grafik, München
Druck: Druckerei Braunstein, München

ISSN 0177-7424 – ISBN 3-923871-78-3

Printed in Germany

– Gedruckt auf chlorfrei gebleichtem Papier –

Verlag Dr. Friedrich Pfeil, P.O. Box 65 00 86, D-81214 München, FRG
Tel. (089) 18 80 58 – Fax (089) 18 68 71

SPIXIANA	Supplement 20	1-60	München, 01.03.1994	ISSN 0177-7424	ISBN 3-923871-78-3

Chironomidae collected in Onchocerciasis endemic areas of Guatemala

(Insecta, Diptera)

By **James E. Sublette & Manabu Sasa**

Sublette, J. A. & M. Sasa (1994): Chironomidae collected in Onchocerciasis endemic areas of Guatemala (Insecta, Diptera). – Spixiana Suppl. **20:** 1-60

Fifty-three species of chironomid midges which were previously unknown from Guatemala are recorded. *Chironomus gualtemalticus* Cockerell is designated as a nomen dubium. Thirty-four new species are described: *Larsia fittkaui, Larsia reissi, Paramerina fasciata, Pentaneura vittaria, Corynoneura ferelobatus, C. hirvenojai, Cricotopus lavaderos, Cricotopus rincon, Limnophyes guatemalensis, Limnophyes mariae, Metriocnemus costatus, Metriocnemus lautus, Metriocnemus virgatus, Thienemaniella medialis, Chironomus wuelkeri, Chironomus jonmartini, Chironomus rincon, Einfeldia atitlanensis, Endotribelos albatum, Endotribelos grodhausi, Polypedilum microzoster, Polypedilum corniger, Polypedilum clavistylus, Polypedilum epomis, Polypedilum luteopedis, Polypedilum obelos, Xestochironomus ankylis, Micropsectra atitlanensis, Rheotanytarsus hamatus, Caladomyia pistra, Tanytarsus capitatus, Tanytarsus guatemalensis, Tanytarsus hastatus,* and *Tanytarsus pandus. Hudsonimyia* Roback, 1979 is here considered a subgenus of *Pentaneura* (status novum). Thus, two new combinations are given: *Pentaneura karelena* (Roback) and *Pentaneura parrishi* (Caldwell & Soponis). *Pentaneura inyoensis* now has a new status as a member of the subgenus. *Thienemanniella sanctivincenta* Saether, 1981 is listed as a junior synonym of *Thienemanniella spreta* (Roback, 1962). *Cladopelma forcipis* (Rempel, 1939) is a new combination with *Chironomus* (*Cryptochironomus*) *boydi* Beck, 1962 as a junior synonym. *Cricotopus remus* (Sublette, 1964) is given as a junior synonym of *Cricotopus sylvestris* (F.).

Prof. James A. Sublette, Department of Life Sciences, University of Southern Colorado, 2200 Bonforte Blvd., Pueblo, CO 81001 U.S.A.
Prof. Manabu Sasa, 6-12-903, Azumicho, Toyama-Shi, Toyama, 930 Japan.

Introduction

From January to the end of March 1981, M. Sasa was a member of the Japanese Mission for Technical Cooperation in the Onchocerciasis Control Studies in Guatemala (Project leaders: Dr. T. Suzuki, Japan International Cooperation Agency and Dr. H. A. Godoy, Director, Servicio Nacional de Eradication de Malaria (SNEM), Government of Guatemala). During this time chironomids were collected by him mainly in the onchocerciasis endemic areas within the volcanic zone of Escuintla, at altitudes from 800 to 1200 m.

Two methods of collection were employed: 1. larvae in bottom sediments from various lotic and lentic water bodies were brought into the laboratory and mass reared in plastic containers; and 2. adults were collected by aerial sweep net from vegetation adjacent to water bodies. Most of the stream-dwelling chironomids were taken from the small mountain streams along with *Simulium ochraceum* Walker, the principal vector of filariae for onchocerciasis.

Bottom materials containing chironomid larvae were collected in plastic bags and transported to the SNEM laboratory. The larvae were reared to maturity in 30 × 15 cm nylon screen-covered plastic containers

in which constant air bubble agitation was maintained. Emerging adults were aspirated from the container and exuviae of immature stages associated, where possible. Some individual rearings of fourth instar larvae or pupae were also made.

Most of the adult material was preserved with paradichlorobenzene and stored dry in plastic boxes. Subsequently, individual midges were isolated, the wings removed with fine forceps, and dry mounted under 18 x 6 mm coverglass strips using a spot of fingernail polish as corner adhesives. The body was macerated for a few minutes in hot 10 per cent KOH, washed in distilled water, dissected in a drop of gum arabic-chloral on the same slide as the wings, and a coverglass added. In many instances multiple dissections were made on a single slide.

The following water bodies were surveyed: 1. small stream at Lavaderos; 2. small stream in Barretal; 3. small stream in Guachipilan; 4. concrete watering tank for cattle in Medio Monte; 5. small stream waterfall in Medio Monte; 6. small streams in Rincon; 7. small stream heavily polluted by coffee seed fermentation pond in Rincon; 8. shore of Lake Amatitlan; 9. aquatic plants in Lake Amatitlan; 10. shore of Lake Atitlan; 11. Santiago Atitlan; 12. Medio Monte; and 13. Rincon.

The morphological terminology employed is based on Saether (1980). However, we use the temporal setae as a single entity representing the postorbital setae plus the outer vertical setae. If the frontal setae are continuous with the temporal they are also included. While the palpi of adult chironomids are normally five-segmented, the basal palpomere is weakly chitinized and frequently partially collapsed; therefore, the measurements presented are of the apical four palpomeres. On the pupal wing sheaths the "perlen" (pearls) and "nasen" (nose) are termed bacatiform papillae and nasiform tubercles, respectively.

In the descriptions which follow, each mensurable or meristic feature of the holotype is given first followed by the range and number of specimens upon which the range is based in parenthesis which were taken from the paratype series. If only the values are given in parenthesis, then the character was lacking or obscured in the holotype.

Type specimens are retained in the collection of M. Sasa. Duplicate paratypes, where available, are deposited in the collection of J. E. Sublette.

Utilizing temporary water mounts, drawings of thoracic horns of selected pupae were made by M. Sasa. The pupae subsequently were mounted in gum arabic-chloral.

Subfamily Tanypodinae

Alotanypus venustus (Coquillett)

Tanypus venustus Coquillett, 1902: 91, ♂.

Alotanypus venustus (Coquillett); Roback 1971: 96, review, ♂, ♀; Fittkau & Roback 1983: 163, generic position, redescription of larva; generic comparison; Fittkau & Murray 1986: 68, redescription of pupa; generic comparison.

Macropelopia (*Alotanypus*) *venusta* (Coquillett); Roback 1978: 163, generic position, redescription of pupa, description of larva.

The genus *Alotanypus* can be recognized in the adult stage by the absence of a mesonotal tubercle and postnotal setae, and the presence of elongate tibial spurs, a weak PI Ti comb, and a setose ninth tergum. The genitalia lack basal appendages on the gonocoxites and have moderately short, stout gonostyli; the phallopodeme has both a proximal and distal element (Roback 1971, in part).

Alotanypus venustus has a distinctive wing pattern (Roback 1971, Fig. 168).

Material examined: **Rincon**, coffee pond, no. A-21 1♂, no. V-22, 1♀, no. V-25, 5 pupal exuviae, (on same slide with 2 pupae, *Chironomus* sp.), no. V-26, 1 pupal exuviae, (on same slide with 2 fragmentary pupa, *Endotribelos* sp.), no. V-27, 1 pupal exuviae, 2 larval exuviae, no. V-29, 2 larvae; small stream, no. V-28, 2 larvae, (on same slide with 1 larval exuviae, 1 pupal fragment, *Endotribelos* sp.; 1 larva, *Dicrotendipes* sp.), no. V-30, 1 larva, (on same slide with 1 larva, 1 pupal fragment *Endotribelos* sp.; 1 larval *Parametriocnemus lundbecki*), 3.-9.II.81.

Distribution: Western U.S.A., Guatemala.

Larsia fittkaui, spec. nov.

Holotype ♂. Colouration. Mesonotal vittae brownish with the anterior and posterior apices somewhat darker; scutellum and postnotum also dark; legs pale; abdominal terga III-VII each with a narrow dark brown fascia which is slightly interrupted on the midline of III-V; fasciae on VI and VII broader than preceding.

Head. Antennal ratio 1.59 (1.56, 1.69: 2). Palpal proportions 90:150:177:267 µm. Clypeal setae (obscured on holotype). Temporal setae 17 (13, 20; 2) in a single row.

Thorax. Mesoscutal tubercle distinct. Setae: Antepronotals 2; dorsocentrals mostly in 2 rows 38 (38, 48; 2), of which 14 (23, 18; 2) are humerals; acrostichals 29 (32, 33; 2), mostly in 2 rows; prealars 15 (14; 2); supra-alar 1; posterior scutellars 13 (14, 15; 2), coarse, and 13 (9, 15; 2) setae in an anterior, staggered series.

Wing. Membrane with macrotrichia on entire surface; crossvein infuscate. Costa extended 45 µm (62, 66; 2) beyond R_{4+5}. Arculus to m-cu/m-cu to wing tip, 0.44. Wing length 1.46 mm (1.47, 1.61; 2). Squama with 25 (21; 2) marginal setae. Venarum ratio 0.88 (0.90; 2).

Legs. Tibial spur teeth: PI 12 (11, 12; 2); PII 10/12 (12/11, 10/11; 2); PIII 10/11 (9/9, 8/9; 2), comb of 4 (4;2) setae. Leg ratios: PI 0.80 (0.86, 0.95; 2); PII 0.73 (0.75, 0.77; 2); PIII 0.75 (0.75, 0.80; 2). PI BR 3.9. Sensilla chaetica lacking.

Abdomen. Genitalia, Fig. 1. Ninth tergum with 12 setae. Gc/Gs ratio 1.22 (1.13, 1.15; 2). Phallopodeme much longer and heavier than in *L. reissi*.

Diagnosis. This species with its darkened crossveins appears to be nearest to the Nearctic *Larsia planensis* (Joh.) but differs in having significantly different PII and PIII tibial spurs (*L. fittkaui*, 8-12 teeth; *L. planensis*, 4-7).

Allotype female. Colouration: Similar to male but greatly faded in the slide preparation; infuscation on r-m evident but faint.

Head. Antenna with 11 flagellomeres; proportions 140:94:101:125:117:125:125:133:133:133:275 µm; nipple-shaped apex of terminal flagellomere with a long seta. Scapus with 6 setae; pedicel with 8. Palpal proportions 195:367:390:445 µm; third palpomere with 10 straight to moderately curved sensilla clavata which are more concentrated near the apex but with a few extending almost to the base; each is parallel-sided with an abrupt, sharp tip. Dorsal extension of eye almost parallel-sided, 5 facets wide near apex. Ocular ratio 0.12. Clypeus tapered towards the apex; with 24 setae. Temporal setae 11, in a single row.

Thorax. Mesoscutum tubercle weak but with slightly longer microtrichia. Setae: Lateral antepronotals 3; 63 dorsocentrals mostly in a double row, 7 form a prescutellar clump and 20 a humeral group; acrostichals 29, in 2 rows; prealars 20; supra-alar 1; posterior scutellars 12, coarse, and with 17 fine setae strewn on anterior surface.

Wing. Membrane with macrotrichia on the entire surface. Costa extended 70 µm beyond R_{4+5}. Venarum ratio 0.89. Wing length 1.45 mm. Squama with 21 marginal setae.

Legs. Sensilla chaetica of PII and PIII lacking. Pulvilli minute. Teeth of tibial spurs: PI 10; PII 9/9; PIII 8/7, comb with 5 setae. Leg ratios: PI 0.75; PII 0.67; PIII 0.71.

Abdomen. Genitalia distorted in slide mounting but apparently not strongly dissimilar to other members of the genus; the dorsomesial lobe of gonapophysis VIII is shorter and blunter than in *Larsia canadensis* Bilyj (1984, Fig. 35).

Pupa. Total length: 3.72 mm. Cephalothorax and abdomen entirely dark brown. Terga I-V with a darkened rounded spot at each posterolateral corner.

Thoracic horn, Fig. 2, plastron occupying more than one-half of corona; basal half of horn with inconspicuous prickles; respiratory atrium deeply sacculate. Thoracic comb and basal lobe similar to other species of *Larsia*.

Tergum I, Fig. 3, shagreen in the form of minute spinulae scattered over entire tergum on all segments, not arranged in rows as in other species of the genus. Tergum IV chaetotaxy, Fig. 4. Tergum VII anal lobe, Fig. 5.

Material examined. Holotype: ♂, **Barretal**, no. 316k, 16.III.1981. - Allotype: ♀, **Barretal** no. 314c, 14.III.81. - Paratypes: **Barretal**, no. 305l, 1♂, 1 pupal exuviae, no. 315b; 1 pupal exuviae, (on same slide with 3 pupal exuviae, *Cricotopus* sp. and 1 larval exuviae, *Metriocnemus costatus*, spec. nov.); no. 316h, 1♂, no. 318a, 1♀, 2 pupal exuviae, (on same slide with 1♀, 1 pupal exuviae, *Pentaneura vittaria*, spec. nov.); no. 322a, 1♀, 3.-18.III.1981.

We are pleased to dedicate this new species to E. J. Fittkau, Zoologische Staatssammlung, Munich, who has contributed much to our knowledge of Neotropical Chironomidae and to the Tanypodinae in general.

Larsia reissi, spec. nov.

Holotype male. Colouration: Yellowish with the thoracic vittae, postnotum, and preepisternal venter brownish. Abdomen and legs pale. Genitalia slightly darker, especially the gonostyli.

Head. Antennal ratio 1.37 (1.21-1.25; 3); pedicel with 4 setae. Palpal proportions 87:155:170:214 µm. Dorsal extension of eye long and almost parallel-sided, slightly widened to 5 facets near apex. Clypeus with 22 (17, 20; 2) setae. Temporal setae 16 (14, 16; 2), in a single row.

Thorax. Mesoscutum with a conspicuous median tubercle. Setae: Lateral antepronotals 5 (3; 1), dorsal to setae is a small tubercle with fine microtrichia; dorsocentrals 29 (20-35; 3), in a single to double row, humeral expansion with 5 (7-11; 3) setae; acrostichals 34 (20-29; 3), in mostly 2 rows; prealars 15 (5-10; 3); supra-alars 1; scutellars 12 (8-13: 3), coarse, in a straight posterior row and with 7 (7-8; 3) finer setae in an anterior, slightly staggered row.

Wing. Membrane with macrotrichia on entire surface; r-m crossvein not infuscate. Costa extended 70 µm (55-78; 3) beyond R_{4+5}. Arc to m-cu/m-cu to wing tip, 0.5. R_{4+5} ends proximal to M_{1+2} at 0.22 of the distance between the apex of M_{3+4} and M_{1+2}. Venarum ratio 0.94 (0.90-0.94; 3). Wing length 1.69 mm (1.42-1.47; 3); squama with 18 (12-16; 3) marginal setae.

Legs. Tibial spur teeth: PI, 10 (11-12; 3); PII, 6/7 (6-7/7; 3); PIII, 8/7 (7-8/5-6; 3); comb of 3 (3-5; 3) setae. Pulvilli absent, small basal spine on each claw (paratype). Leg ratios: PI, - (0.81-0.83; 3); PII, 0.78 (0.77-0.82; 3); PIII, (0.73-0.77; 3).

Abdomen. Genitalia, Fig. 6. Ninth tergum with 2 setae. Gc/Gs ratio 1.33 (1.21-1.41; 3).

Diagnosis. *Larsia reissi* most closely resembles *Larsia decolorata* (Malloch), but can be differentiated by having a lower antennal ratio, smaller size, and more sparsely setose ninth tergum.

Allotype female. Head: Antennal proportions, 59:43:46:50:50:53:53:53:50:53:93 µm. Scape with 5 setae and pedicel with 10; terminal flagellomere ovoid with a nipple-like tip. Antennal ratio 0.18. Palpal proportions 78:133:156:211 µm; third palpomere with a single parallel-sided, blunt sensillum capitatum. Dorsal extension of eye long and almost parallel-sided, 4 facets wide at the base of the dorsal extension and 5 facets wide near the apex. Clypeus with 28 setae. Temporal setae 14, in a single row.

Thorax. Mesoscutum tubercle covered with dense, fine microtrichia. Setae: Lateral antepronotals 5; dorsocentrals 38, mostly in 2 rows, of which anteriorly there are 19 humerals; acrostichals 27, in 2 rows; prealars 16; supra-alar 1; scutellars 12, in a straight posterior series and 9 strewn on anterior face.

Wing. Membrane with macrotrichia on the entire surface. Costa extended 62 µm beyond R_{4+5}, ending about midway between the apex of M_{3+4} and M_{1+2}. Venarum ratio 0.96. Wing length 1.37 mm. Squama with 19 marginal setae.

Legs. Sensilla chaetica not evident. PI spur with 14 teeth; PII spurs with 9/7 teeth; PIII spurs with 9/7 teeth, comb with 5 setae. Leg ratios: PI 0.77; PII 0.69; PIII 0.70.

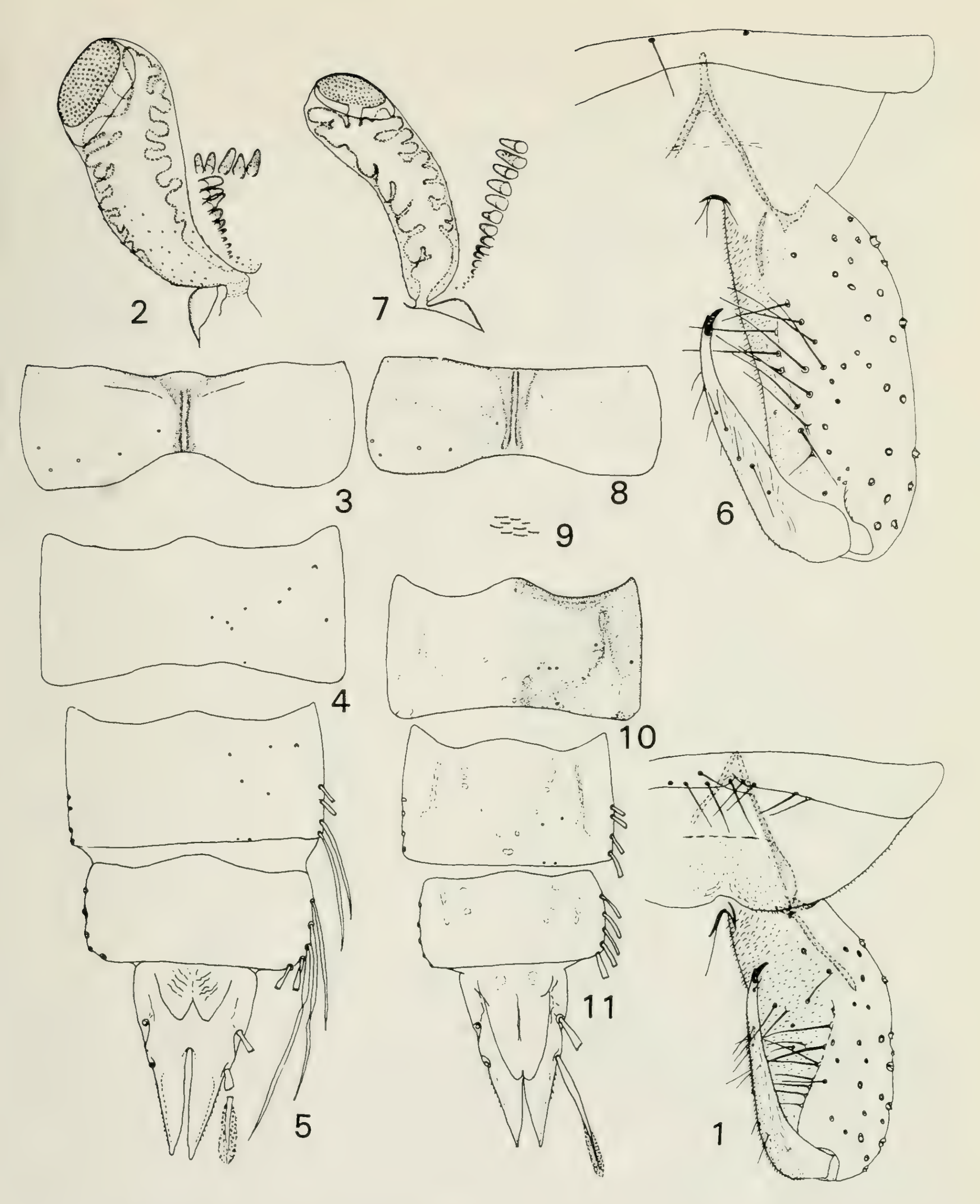
Abdomen. Genitalia distorted in slide mounting.

Pupa (exuviae). Total length 3.32 mm. Cephalothorax and abdomen mostly dark brown but with distinctive, paler posterolateral markings on the abdominal terga; terga IV-VII with a complete V-shaped series of pale muscle scars (cf. Fig. 11); on I-III and VIII the V-shaped marking is incomplete (not closed behind).

Thoracic horn and thoracic comb, Fig. 7; tergum I scar, Fig. 8; shagreen, Fig. 9; tergum IV, Fig. 10; terga VII-VIII and swim fin, Fig. 11.

Material examined. Holotype: ♂, **Rincon**, no. 313h, 25.II.81. - Allotype: ♀, **Barretal**, no. 323b, 23.III.81 (Paratype on same slide). - Paratypes: **Barretal** no. 324c, 1♂, 1♀; 324d, 1♂, 1♀; no. 312i, 1♂; no. 316g, 1 pupal exuviae; no. 311f, 1 pupal exuviae; no. 321a, 2 pupal exuviae (also *Polypedilum* pupal ♀); no. 321a, 1♀; no. 324b, 1♂, 3 pupal exuviae; no. 317c, ♂, pupal exuviae (on same slide with paratype *Pentaneura vittaria*), 25.II.-24.III.1981.

We are pleased to dedicate this species to Dr. Friedrich Reiss, Zoologische Staatssammlung, Munich, in honor of his many contributions to the study of the Neotropical Chironomidae.



Figs 1-5. *Larsia fittkaui*, spec. nov. 1. Genitalia, holotype ♂. 2. Thoracic horn, pupa. 3. Tergum I, pupa. 4. Tergum IV, chaetotaxy, pupa. 5. Tergum VII - anal lobe.
Figs 6-11. *Larsia reissi*, spec. nov. 6. Genitalia, holotype ♂. 7. Thoracic horn and thoracic comb, pupa. 8. Tergum I, pupa. 9. Shagreen, pupa. 10. Tergum IV, showing posterolateral markings, pupa. 11. Tergum VII - anal lobe, pupa.

Key to the Nearctic and Central American *Larsia*

1. Abdomen pale or with very faint infuscations on the tergal bases; r-m crossvein pale .... 2.
– Abdomen distinctly fasciate; r-m pale or infuscate .... 5.

2. PI leg ratio 0.73 or less; teeth of foretibial spur 13; second palpomere with two strong apical setae .... *L. berneri* Beck & Beck
– PI leg ratio 0.74 or greater; teeth of foretibial spur 12 or less; apex of second palpomere without strong setae .... 3.

3. PII leg ratio 0.70 or less; PIII leg ratio 0.72 or less; PI Ti spur teeth 8; ninth tergal setae lacking .... *L. canadense* Bilyj
– PII leg ratio 0.73 or greater; PIII leg ratio 0.75 or greater; PI Ti spur teeth 10 or more; ninth tergal setae present .... 4.

4. Antennal ratio 1.23-1.25; wing length 1.42-1.45 mm; ninth tergum with two setae .... *L. reissi*, spec. nov.
– Antennal ratio 1.4-1.69; wing length 1.5-1.9 mm; ninth tergum with 5-6 setae .... *L. decolorata* (Mall.)

5. Antennal ratio 2.0; phallopodeme weak; ninth tergal setae lacking; crossveins pale .... *L. sequoiaensis* (Sub.)
– Antennal ratio 1.88 or less; phallopodeme weak or strong; ninth tergal setae strong, crossveins infuscate or pale .... 6.

6. Crossveins infuscate; phallopodeme strong .... 7.
– Crossveins pale; phallopodeme weak or strong .... 8.

7. Teeth on PII and PIII Ti spurs 8-11 .... *L. fittkaui*, spec. nov.
– Teeth on PII and PIII spurs 4-7 .... *L. planensis* (Joh.)

8. Phallopodeme strong; ninth tergal setae 11; PI leg ratio 0.74 .... *L. lyra* (Sub.)
– Phallopodeme weak; ninth tergal setae 3; PI leg ratio 0.63-0.64 .... *L. marginella* (Mall.)

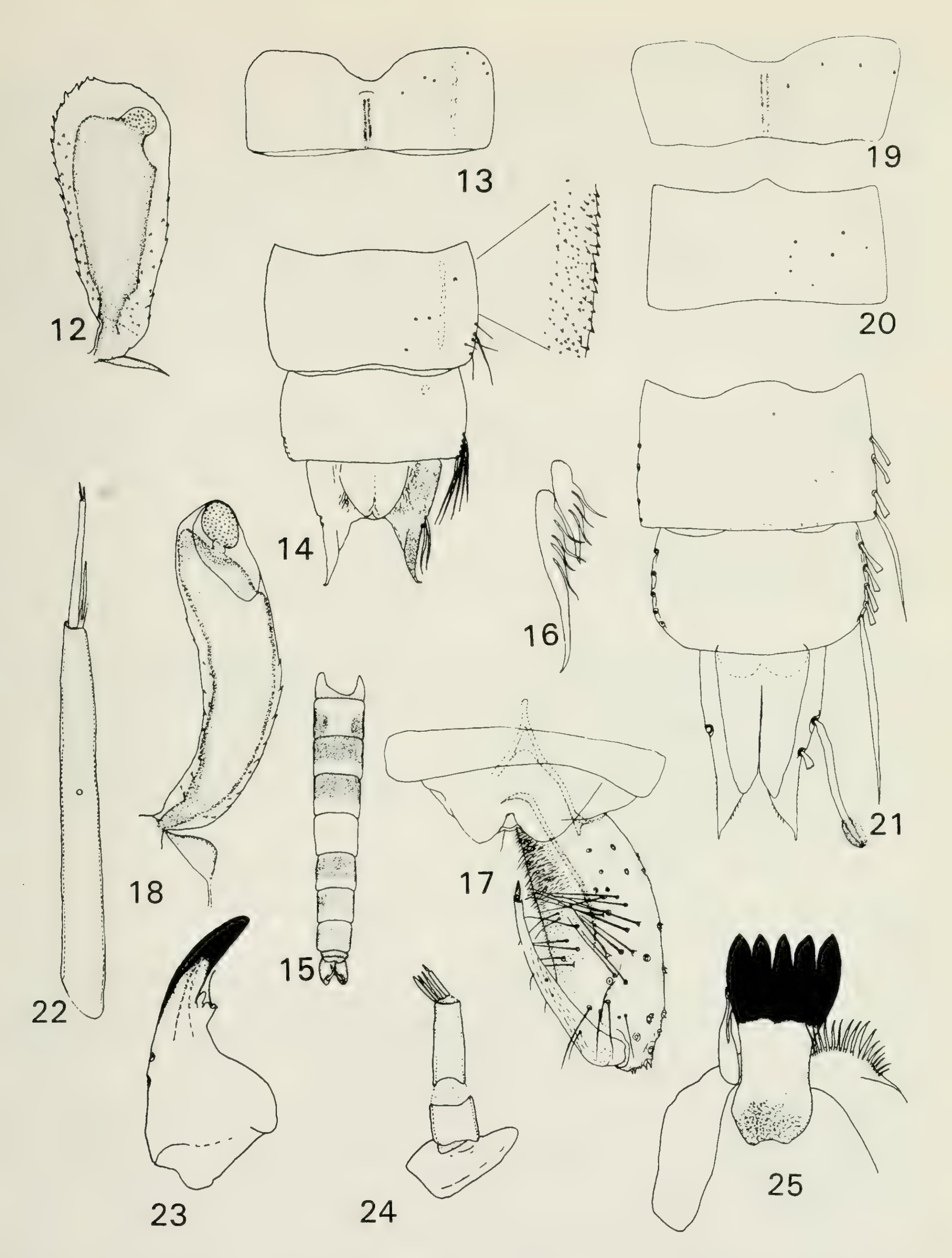
Meropelopia spec.

A single pupal exuviae taken in a stream at Guachipilan appears to be referable to this genus. The thoracic horn, Fig. 12, is similar to that illustrated as *Meropelopia flavifrons* var. Roback (Fittkau & Murray 1986, Fig. 5, 24B) except that the horn is broader with the nonsacculate respiratory atrium much broader. All terga, anal lobes, and genital sacs are covered with coarse shagreen which consists of simple points. Tergum I, Fig. 13. The lateral margin of segment VII has 4 fine lateral setae, Fig. 14.

Material examined: **Guachipilan**, no. II-33, 1 pupal exuviae, (on same slide with 1♀, 1 pupal exuviae, *Parametriocnemus lundbecki*), 26.III.81.

Paramerina fasciata, spec. nov.

Holotype male. Colouration: Head and thoracic vittae pale brown; at posterior apex of lateral vittae are darker brown, medially, inturned markings; posterior apex of median vitta with a narrow brown stripe separated on the median by a narrow white line which extends to the scutellum. Scutellum pale brown.



Figs 12-14. *Meropelopia* spec. 12. Thoracic horn, pupa. 13. Tergum I, pupa. 14. Segments VII - anal lobe. Figs 15-25. *Paramerina fasciata*, spec. nov. 15. Abdominal colouration, ♂. 16. Tibial spurs of PII, ♂. 17. Genitalia, holotype ♂. 18. Thoracic horn, pupa. 19. Tergum I, pupa. 20. Tergum IV. 21. Tergum VII - anal lobe, pupa. 22. Antenna, larva. 23. Mandible, larva. 24. Maxillary palpus, larva. 25. Ligula, pecten, hypopharyngis, paraligula, larva.

Postnotum and small spot on the pleura dark brown. Legs light brown. Abdomen with dark vittae, Fig. 15.

Head. Antennal ratio 1.52 (1.44; 1). Palpal proportions 55:187:250:257 µm. Dorsal extension of eye long and parallel, 5 facets wide near apex. Ocular ratio 0.16. Clypeus longer than wide, with 21 (20; 1) setae. Temporal setae 14 (16; 1), in a single row.

Thorax. Setae: Dorsocentrals 30 (32; 1), in one staggered row, posterior apex of row expanded into a clump of 4 setae, anteriorly with a clump of 9 humerals; acrostichals 37 (34; 1), in 2 rows; prealars 17 (12;1); supra-alar 1 (1; 1); coarse posterior scutellars 10 (10; 1) in a straight row and anteriorly 15 (13; 1) smaller, strewn setae.

Wing. Membrane with macrotrichia on the entire surface. Costa extended 47 µm beyond R_{4+5}. Wing length 1.82 mm. Venarum ratio 0.94. Squama with 28 (28; 1) marginal setae.

Legs. Pulvilli minute. Claws sharp. PI and II tarsi missing; PIII leg ratio 0.71 (only one set of tarsi are on the slide; by their position it is assumed that they are of the hind leg). PI spur 44 µm; 3 side teeth; PII spurs 64, 38 µm (Fig. 16); PIII spurs 80, 40 µm, similar to PII but with 3 side teeth on each spur, tibial comb of 8 setae.

Abdomen. Genitalia, Fig. 17.

Diagnosis. *Paramerina fasciata*, spec. nov. resembles the Nearctic *Paramerina fragilis* (Walley) and *Paramerina anomala* (Beck & Beck) in having pale tergal patterns. However, the banding patterns are different. In *Paramerina fasciata*, terga I and II are largely pale with lateral infuscations and tergum V entirely pale. *Paramerina fragilis* has terga II and V pale, and in *P. anomala* terga II, V, and VII are pale. Also, *P. fragilis* has a distinctive wing pattern which *P. fasciata* lacks.

Pupa. Total length, female 4.03, 4.38 mm (2).

Thoracic horn, Fig. 18. Tergum I, Fig. 19. Terga devoid of shagreen but sterna II-VIII and anal lobe with fine shagreen consisting mostly of isolated spinulae. Terga IV, Fig. 20. Terga VII-VIII and swim fin, Fig. 21.

Larva (only head capsule retained). Ventral head length 0.47 mm. Head pale yellow except for narrow occiput, tips of mandibles and apex of ligula. Antenna, Fig. 22; length 328 mm. Mandible, Fig. 23; length 97 µm. Maxillary palpus two-segmented, Fig. 24; palpifer roughly teardrop-shaped. Ligula, pecten, hypophyngis and paraligula, Fig. 25.

Holotype: ♂, **Barretal**, small stream, no. 316d, 18.III.81. - Paratypes: **Barretal**, no. 316b, ♂, pupal exuviae; no. 316h, 3 pupal exuviae; no. 312a, ♀, pupal and larval exuviae; no. 316m, ♀, 16.-21.III.1981.

Pentaneura (Hudsonimyia) Roback, new status, emended

Hudsonimyia Roback, 1979: 1; type species, *Hudsonimyia karelena* Roback, by original designation; Caldwell & Soponis 1982: 512; emendation.

In the adult stage, the subgenus *Hudsonimyia* is characterized by the presence of only one comb-like spur with 3-6 teeth on the PIII Ti and by a weakly to moderately developed comb which bears 0-6 setae. The genitalia have a short, ovoid gonocoxites, each with a basimedial patch of microtrichia which are coarser than those in the subgenus *Pentaneura* (s.s.). In *Hudsonimyia* the megaseta of the gonostylus is shorter (7-10 µm) and paler brown; in *Pentaneura* (s.s) it is longer (14-17 µm) and blackish.

Included species: *Pentaneura* (*Hudsonimyia*) *karelena* (Roback), comb. nov.; *Pentaneura* (*Hudsonimyia*) *parrishi* (Caldwell & Soponis), comb. nov.; *Pentaneura* (*Hudsonimyia*) *inyoensis* Sublette, stat. nov.; and *Pentaneura* (*Hudsonimyia*) *vittaria*, spec. nov., described below.

Pentaneura (Hudsonimyia) vittaria, spec. nov.

Holotype male. Colouration: Head and thorax brown to dark brown; antennal pedicels, apex of antepronotum, mesonotal vittae, postnotum, pleural areas, and preepisternum darker brown. Legs pale brown with a weak darker brown fascia on the dorsal part of each femoral apex; PI Ta_{1-5} infuscate as is Ta_5 of PII and III. Abdomen with dark vittae, Fig. 26.

Head. Antennal ratio 1.66 (1.79; 1). Palpal proportions 31:93:186:223 µm, pedicel with 5 (4; 1) ventral and 1 (1;1) lateral setae. Eyes glabrous, dorsal extension long and parallel-sided, 4 facets wide near apex. Ocular ratio 0.06. Temporal setae 13, in a single staggered row.

Thorax. Setae: Lateral antepronotals 4 (4; 1); dorsocentrals 19 (19-24; 2); acrostichals 59 (59, 57; 2), in a double staggered row which diverges posteriorly to join the dorsocentral row; prealars 7 (7; 1); supra-alar 1 (1; 1); scutellars 19 (19; 1).

Wing. Membrane with macrotrichia on the entire surface. Costa extended 31µm(31;1) beyond R_{4+5}. R_{4+5} ends considerably proximal to M_{1+2}. Arc to m-cu/m-cu to wing tip 0.48. Venarum ratio 0.87 (0.91; 1). Wing length 1.96 mm (1.93; 1). Squama with 8 (8; 1) marginal setae.

Legs. Pulvilli vestigial. Claws sharp. PI spur 42 µm, with 7 (6; 1) teeth; PII spurs 34, 40 µm, with 5, 4 teeth; PIII spur 26 µm, with 3 (3; 1) teeth; PIII Ti comb of 6 (6; 1) setae. Leg ratios: PI 1.0 (0.95; 1); PII 0.86 (0.87; 1); PIII 0.81 (0.73; 1).

Abdomen. Genitalia, Fig. 27; internal skeleton, Fig. 28. Ninth tergum with 7 (6; 1) setae. Megaseta of Gs 10 µm.

Diagnosis. This species resembles *P. inyoensis*, *P. karelena* and *P. parrishi*, but differs in abdominal banding patterns. In *P. karelena* the abdomen is entirely pale brown; in *P. inyoensis* and *P. parrishi* it is evenly banded; and in *P. vittaria* the vittae are more irregular, with V weakly banded and VIII pale.

Larval and pupal exuviae are provisionally associated.

Pupal exuviae. Yellowish-brown with first tergum mark blackish as are the anterior margins of terga II-VII.

Thoracic chaetotaxy somewhat obscured; thoracic horn, Fig. 29; thoracic comb with about 12 spinulae of almost evenly graduated sized from small to large; tergum I, Fig. 30; tergum IV, Fig. 31; shagreen, Fig. 32; Terga VII, VIII and anal fin, Fig. 33.

Larva. Head yellowish brown except for the extreme tips of the mandibles, the pecten epipharyngis and the narrow occipital sclerite which are blackish. All claws of the posterior prolegs pale yellowish.

Ventral head length, 0.63 mm; antenna, Fig. 34, length 0.4 mm; antennal ratio 0.2.

Ligula, pecten hypopharyngis and paraligula, Fig. 35; Maxilla, Fig. 36; mandible, Fig. 37.

Procercus and posterior parapod, Fig. 38, slender hooks with scarcely discernable basal serrations.

Material examined. Holotype: ♂, **Barretal,** no. 314a (IV 64), 14-III-1981. - Paratypes: **Medio Monte**, 1 pupal exuviae, no. 213, 28-III-1981; 1 larva, no. L30a, 3-II-1981; **Barretal**, no. 317c, ♂, pupal exuviae, 17.III.1981 (on same slide with paratype ♂, pupal exuviae of *Larsia reissi*).

Pentaneura (Pentaneura) spec.

A single pupal exuviae was taken. The thoracic horn, terga I, IV, and VII, VIII, and anal fin are shown in Figs. 39 to 43.

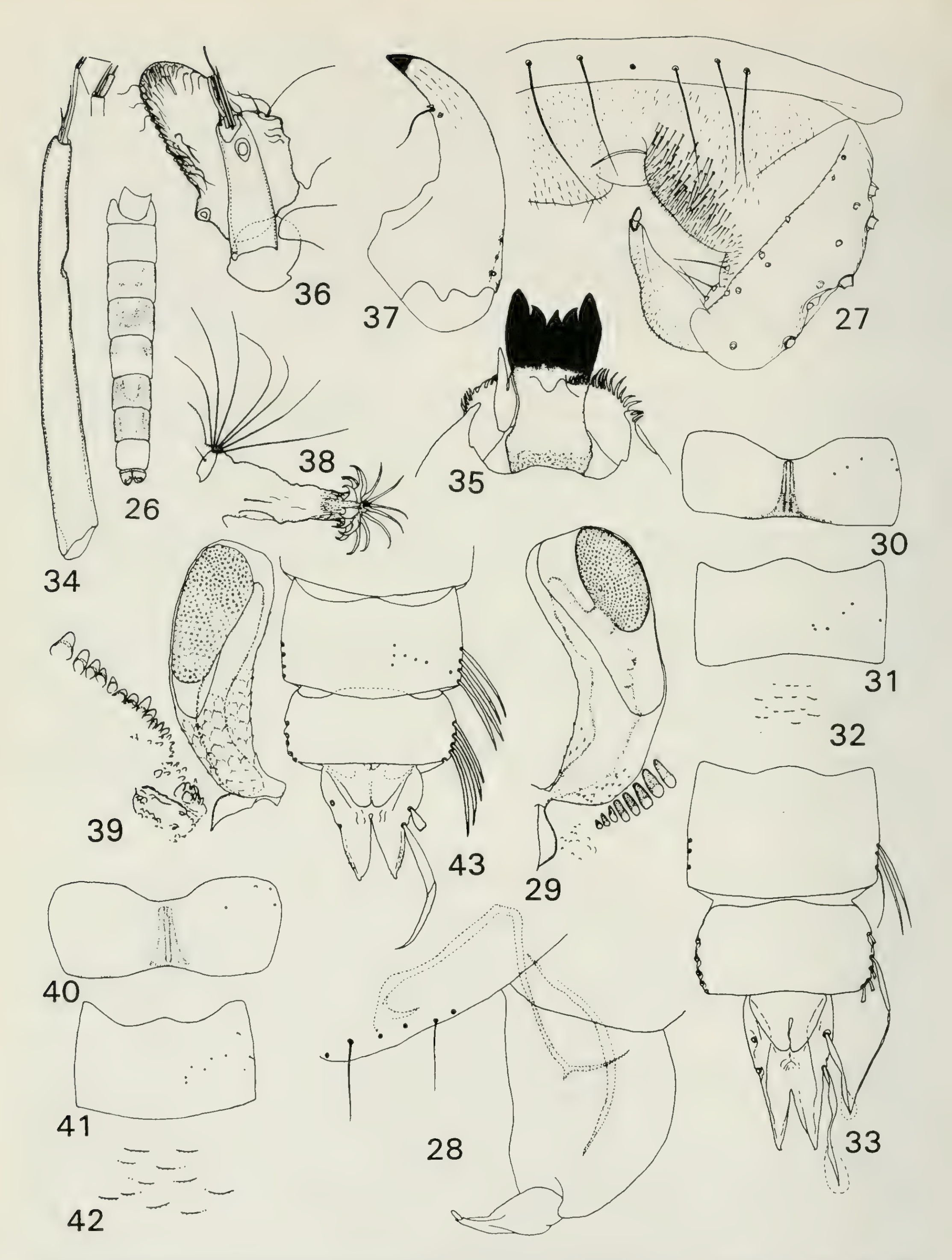
Material examined: Barretal, no. 219e, 1 pupal exuviae, 2.II.81.

Subfamily Orthocladiinae

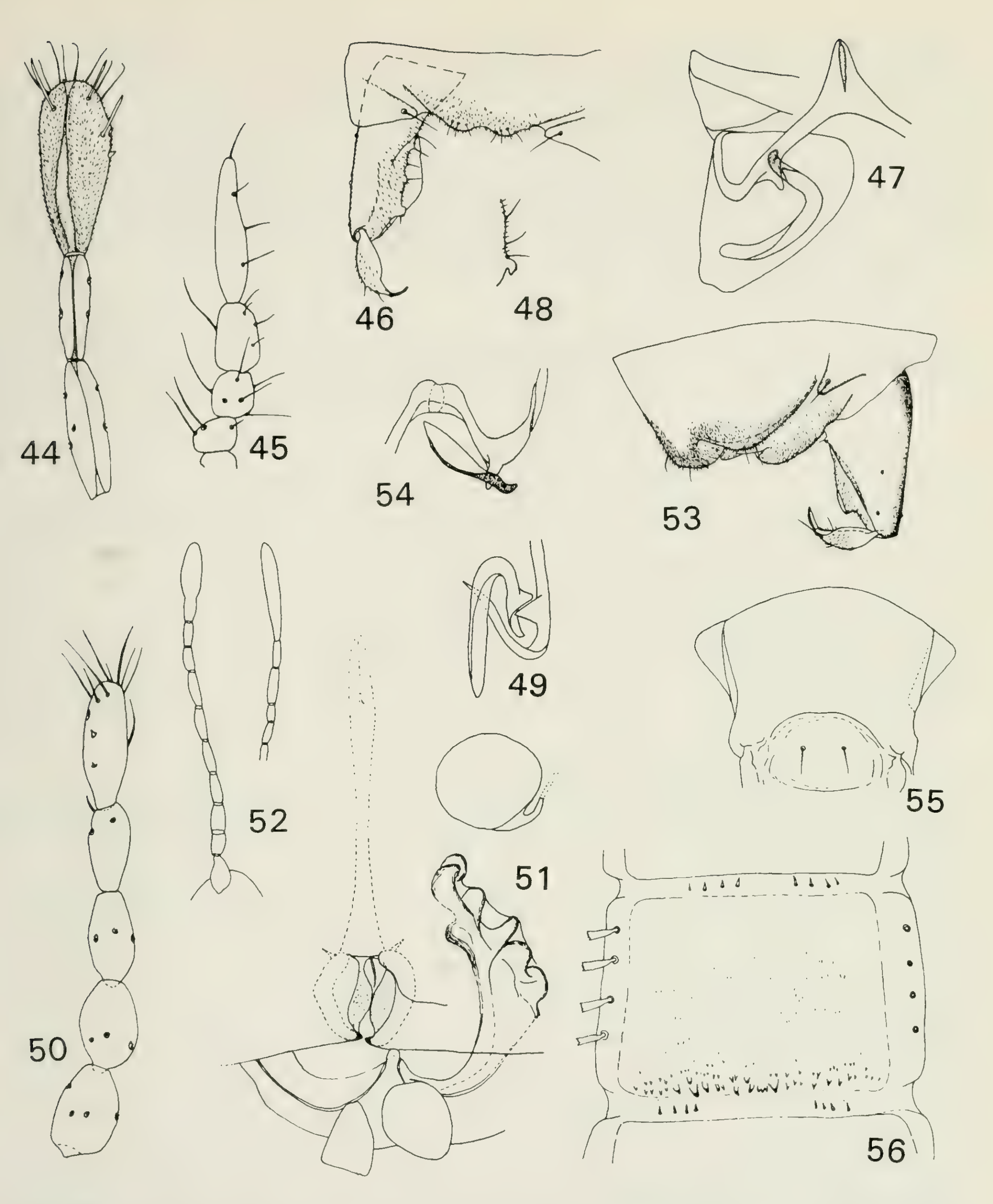
Corynoneura ferelobatus, spec. nov.

Holotype male. Colouration: Head and thorax largely black with only a slight yellowish colouration visible on the pleura. Legs mostly pale except for knees which are narrowly black as is a very narrow fascia on apex of Ti and base of Fe on all legs. Abdominal tergum I largely pale; II-III with a weak brown blotch on each side; IV-VIII mostly dark. Genitalia dark.

Head. Antenna with 9 flagellomeres. Antennal ratio 0.25 (0.21-0.26; 4); antennal apex, Fig. 44. Palpomeres, Fig. 45, 2-4 subglobular, 5 cylindrical. Palpal proportions (2-5) 14:16:24:48 µm. Eyes reniform, moderately exerted on head, glabrous. Ocular ratio 0.49. Clypeus at the base about as wide as the antennal pedicel; with 7(6-8; 3) setae. Temporal setae lacking.



Figs 26-38. *Pentaneura (Hudsonimyia) vittaria*, spec. nov. 26. Abdominal colouration, ♂. 27. Genitalia, ♂. 28. Internal skeleton, ♂. 29. Thoracic horn and thoracic comb, pupa. 30. Tergum I, pupa. 31. Tergum IV, pupa. 32. Shagreen, pupa. 33. Abdominal apex, tergum VII - anal lobe, pupa. 34. Antenna, larva. 35. Ligula, pecten hypo-



Figs 44-51. *Corynoneura ferelobatus*, spec. nov. 44. Antennal apex, ♂. 45. Palpomeres 2-5, ♂. 46. Genitalia, ♂. 47. Internal skeleton of holotype ♂ genitalia. 48. Ventro-distal lobe of holotype ♂ genitalia. 49. Internal skeleton of paratype ♂. 50. Antennal flagellum, ♂. 51. Genitalia, allotype ♀.
Figs 52-56. *Corynoneura hirvenojai*, spec. nov. 52. Variations of antennal flagellum, ♂. 53. Genitalia, ♂. 54. Internal skeleton of holotype ♂ genitalia. 55. Frontal apotome, pupa. 56. Tergum V, chaetotaxy, pupa.

---

pharyngis, paraligula, larva. 36. Maxilla, larva. 37. Mandible, larva. 38. Procercus and posterior parapod, larva.
Figs 39-43. *Pentaneura (Pentaneura)* spec. 39. Thoracic horn and thoracic comb, pupa. 40. Tergum I, pupa. 41. Tergum IV, pupa. 42. Shagreen, pupa. 43. Tergum VII - anal lobe, pupa.

Thorax. Setae: Lateral antepronotals 2 (2 ;3); dorsocentrals 4 (4-5; 4), in 1 row; acrostichals lacking; prealars 2 (1-2; 3); supra-alars lacking; scutellars 2 (2; 3).

Wing Membrane with very fine microtrichia, visible only at 500 × or greater. Costa/wing length 0.22 (0.23-0.27; 3). Venarum ratio not discernable on holotype male (paratypes, 3.31, 3.53; 2). Wing length 0.61 mm (0.58-0.66; 3).

Legs. PI spur 19 µm, 1 side denticle; PII with one spur at the pointed tibial apex, length 10 µm; hind tibial apex similar to *Corynoneura scutellata* Winnertz (Hirvenoja & Hirvenoja 1988, Fig. 6), with the apical seta strong S-shaped; PIII spur 36 µm, comb with 17 (16-18; 4) setae. Ta_4 on all legs subcordiform. Leg ratios: PI 0.52 (0.43-0.53; 3); PII 0.62 (0.55-0.68; 3); PIII 0.60 (0.53-0.63; 3).

Abdomen. Genitalia, Figs. 46, 47, 48, 49. Gc/Gs ratio 2.77 (2.08, 2.62; 2).

Diagnosis. *Corynoneura ferelobatus*, spec. nov. closely resembles the Palearctic *Corynoneura lobatus* Edward (Schlee 1968, p. 43), differing only slightly in genitalic features. However, *C. ferelobatus* is a smaller species with a wing length of 0.51-0.66 mm (*C. lobata* 0.67-1.0 mm) and has only 9 flagellomeres (some flagellomeres may be fused in some species but the basic number is evident).

Allotype female. Colouration: Similar to holotype male except that the yellow ground colour is broader so that the lateral and medial vittae are distinct and the prescutal area is largely pale.

Head. Antenna with 5 flagellomeres, Fig. 50; palpal proportions 8:14:22:42 µm. Eyes reniform, moderately exerted on head, glabrous. Ocular ratio 0.69. Clypeus distinctly wider than the antennal pedicel; with 8 setae. Temporal setae lacking.

Thorax. Antepronotum similar to male. Setae: Antepronotals 1, lateral; dorsocentrals 5, in 1 row; acrostichals lacking; prealars 2; supra-alar setae lacking; scutellars 2.

Wing. Membrane with microtrichia visible at 312 ×. Costa/wing length, 0.48; clavus longer and heavier than in male. Wing length 0.64 mm.

Legs. Tibial spurs as in the male. PIII tibial apex similar to male; comb with 15 setae. Leg ratios: PI 0.52; PII 0.61; PIII 0.52.

Genitalia, Fig. 51.

Pupa. Virtually indistinguishable from that of *C. lobatus* (Coffman et al. 1986, Fig. 9.12).

Total length, 1.45-1.78 mm (4); swim fin setae, 29-33 (4). Bacatiform papillae on wing sheaths more reduced in number than in *C. lobatus* (Coffman et al. 1986, Fig. 9.12B) with the innermost row represented by only 0-4 papillae and the outermost row by 5-15; two outer rows usually of the same length.

Material examined. Holotype: ♂, **Barretal**, 3.II.81. - Allotype: ♀, no. I-39, 12 (on slide with holotype). - Paratypes: **Barretal**, no. 2, ♂; no. 6, 2 paratype pupal exuviae, 4 unnumbered ♀♀ (on slide with holotype along with: no. 3, ♂; no. 7, pupal exuviae; paratypes, *Corynoneura hirvenojai*, spec. nov.; no. 4 *Thienemanniella medialis*, spec. nov., allotype ♀; no. 5, 8, 9, 10, 5 pupal exuviae; no. 11, *Cricotopus* sp., pupal exuviae). - Paratypes: **Barretal**, no. I-40, 1♀ (on slide with paratype male of *Corynoneura hirvenojai*), no. I-41, 2♂♂, no. I-42, 1♂ (poor), 1 pupal exuviae; no. I-44, 1♀; no. I-45, 1♂; no. I-46, 1♀, no. I-47, 1♀, pupal exuviae, 3.II.-3.III.81; **Rincon**, no. I-100, 2♀♀, (on same slide with holotype ♂ of *Thienemanniella medialis*, spec. nov., 2 pupal exuviae of *Thienemanniella semifimbriatus*, spec. nov.).

Corynoneura hirvenojai, spec. nov.

Holotype male. Colouration: Head and thorax largely dark with narrow yellow ground colour visible on pleura. Halteres pale. Fore and middle femora weakly infuscate, the colour apparently being formed by irregular, close set rows of microtrichiae; bases of all tibiae narrowly dark fasciate. Abdominal terga I-IV pale; V-IV mostly dark; genitalia dark but usually slightly paler than ninth tergum.

Head. Antenna with 7 (7-8; 3) flagellomeres; antennal ratio 1.42 (0.62-1.42; 3); antennal segmentation variable with 3 or 4 fused flagellomeres visible in addition to the elongate terminal one, Fig. 52. Palpal proportions, -:16:22:44 µm, similar to those of *C. ferelobatus*. Eyes reniform, moderately exerted on head; glabrous. Clypeus at the base about the same width as the antennal pedicel; with 6 (6-8; 3) setae. Temporal setae lacking.

Thorax. Antepronotum wide in the basal third, abruptly tapered in the middle third, and weakly tapered in the apical third. Setae: Lateral antepronotals 1; dorsocentrals 3 (3; 3), in 1 row; acrostichals lacking; prealars 2 (3; 3); scutellars 2 (2; 2).

Wing. Membrane with very fine microtrichia visible at 500 ×. Costa extended 0.26 (0.23-0.24; 3) of the wing length. Wing length 0.56 mm (0.55-0.60; 3). Venarum ratio 2.71.

Legs. Sensilla chaetica of PII and PIII lacking. Pulvilli not evident. Claws weakly bifurcate at tips. PI spur 20 mm; PII spur 8 µm; Hind tibial apex similar to that illustrated by Hirvenoja & Hirvenoja (1988, Fig. 6) and Schlee (1968, Fig. 113). PIII spur 38 µm, with weak side teeth reaching 0.47 of the spur length; PIII tibial comb of 15 setae. Leg ratios: PI 0.37 (0.37-0.45; 3); PII 0.57 (0.53-0.58; 3); PIII 0.56 (0.57-0.62; 3).

Abdomen. Genitalia, Fig. 53, 54. Ventrobasal appendage ("Drittespange") apparently lacking. Gc/Gs ratio 2.31 (2.54-2.73; 3).

Diagnosis. *Corynoneura hirvenojai*, spec. nov. resembles *Corynoneura lacustris* (Edwards) in tibial features and genitalia. It may be differentiated from *C. lacustris* by having only 7-8 flagellomeres (*C. lacustris*, 10-12; Schlee (1968), and a differently shaped ventroapical lobe on the gonocoxite.

Female. Unknown.

Pupal exuviae (presumptive association). Total length 1.46 mm. Frontal apotome, Fig. 55, and cephalothorax similar to those of other species (cf. Cranston et al. 1986, Fig. 9.12A, C). Wing sheath with 14 bacatiform papillae in a single row.

Abdomen. Tergum I devoid of shagreen; II with small median patch of weak shagreen and a posterior weak transverse band followed by a coarser band of intersegmental spinulae in a single row; III-VI with most of the tergum covered with sparse shagreen; along the posterior margin the shagreen becomes enlarged in 2-3 rows which are underlain by darker pigment, Fig. 56, similar to that described by Roback & Coffman (1983, Fig. 274) for a species from Venezuela (C. sp. 7); VII with only a few of the coarser posterior denticles; VIII-IX with weak shagreen, that of VIII over most of the tergum while on IX the shagreen is confined to a median longitudinal band. Terga III-VII with 4 flattened lateral setae. Genital sacs each with coarse apical seta. Anal lobe fringe with 27 flattened setae, the anterior 3-5 being somewhat shorter.

Material examined. Holotype: ♂: **Medio Monte**, small waterfall, no. I-43, 28.I.81. - Paratypes: **Barretal**, small waterfall, no. I-48, 1 ♂; no. I-40, 1 ♂; no. I-39, 1♂ (no.3), 1 pupal exuivae (no.7), 25.II.-3.II.1981 (see *C. ferelobatus* material examined for additional material on same slide).

This species is dedicated to Dr. Mauri Hirvenoja, University of Helsinki, who has graciously shared materials with the senior author over many years.

Cricotopus lavaderos, spec. nov.

Holotype male. Colouration: Head and thorax black. All coxae dark, trochanters pale; all femora and tibiae dark except for the extreme basal portion of the femora of PII and PIII and a slightly broader part of PI; tarsi on all legs infuscate yellow, becoming darker apically. Abdominal terga dark vittate, Fig. 57, with the darker markings blackish and the paler markings a dark brown.

Head. Antenna with 13 flagellomeres; antennal ratio 0.49 (0.44-0.53; 3). Palpal proportions 49:95:118:213 µm. Clypeus with 20 (16-22; 3) setae. Temporal setae 13 (10, 12; 2), in a single row.

Thorax. Antepronotum evenly tapered dorsally. Setae: Lateral antepronotals 4; dorsocentrals 20 (14-17; 3), in a partially doubled row with humeral clump of 4 (5; 1); acrostichals 21 (16-22; 3); prealars 3 (3-4; 3); supraalars lacking; scutellars 16 (10-16; 3), in a single row across the apex of the scutellum, becoming slightly clumped on either side.

Wing. Membrane with microtrichia visible at 120 ×. Costa strongly extended, 94µm(81-115; 3) beyond R_{4+5}. R_{4+5} ends proximal to M_{1+2} at 0.23 of the distance between the apex of M_{3+4} and M_{1+2}. R_{2+3} ends at 0.58 of the distance between the apex of R_1 and R_{4+5}. Anal ends well beyond f-Cu. Anal lobe obsolete. Wing length 1.87 mm (1.85-2.02; 3). Venarum ratio 1.13 (1.14-1.16; 3). Squama with 3 (3, 4; 2) marginal setae. R with 1 (1-2; 2) setae.

Legs. Pulvilli minute. PI spur very slender, 49 µm; PII spurs 24, 41 µm; PIII spurs 41, 77 µm, comb of 14 setae. Leg ratios: PI 0.67 (0.66-0.69; 3); PII 0.47 (0.47-0.49; 3); PIII 0.53 (0.55-0.56; 3); PI BR <3.0; Sensilla chaetica of PIII (9-13; 3).

Abdomen. Genitalia, Fig. 58 (Paratype male). Abdominal chaetotaxy, Fig. 59. Gc/Gs ratio (1.98-2.17; 3).

Diagnosis: *Cricotopus lavaderos*, spec. nov. is similar in appearance to *C. rincon*, spec. nov. but differs significantly in colour patterns as well as genitalic features. In *C. lavaderos*, the thorax is almost entirely dark as are all femora and tibiae; in *C. rincon* the thorax is vittate and the legs are strongly bicoloured. In *C. lavaderos*, the basiventral gonocoxite lobe has only coarse microtrichia; in *C. rincon*, the microtrichia is present as a slightly projecting weak patch. In *C. rincon*, the scutellar setae are in 2-3 rows across the apex while in *C. lavaderos* they are in only 1 row.

Allotype female. Colouration: similar to male.

Head. Antenna with 5 flagellomeres; proportions 77:46:53:56:90 µm. Palpal proportions 43:74:102:170 µm; sensilla clavata at the apex of third segment 3 parallel-sided and blunt-tipped. Ocular ratio 0.41. Clypeus with 29 setae. Temporal setae 9, in a single row.

Thorax. Setae: Antepronotals 3, 2 lateral and 1 near the middle; dorsocentrals 20, mostly in a single, staggered row; humerals 2; acrostichals 18, partially in 2 rows; prealars 3; scutellars 18.

Wing. Membrane with coarse microtrichia visible at 120 ×. R_{4+5} ends proximal to M_{1+2} almost over the apex of M_{3+4}. R_{2+3} ends at 0.5 of the distance between the apex of R_1 and R_{4+5}. Venarum ratio 1.3. Wing length 1.82 mm. Squama with 3 marginal setae. R_1 with 5 setae; R_{4+5} with 4 setae near the apex.

Legs. Sensilla chaetica of PII 23, PIII 22. Pulvilli vestigial. Spurs: PI 44 µm; PII 38, 26 µm; PIII 60, 24 µm, tibial comb with 13 setae. Leg ratios: PI 0.66; PII 0.49; PIII 0.54.

Abdomen. Genitalia very similar to those of *C. rincon* except that the neck of the spermatheca is slightly longer and slightly curved, Fig. 60. The genitalia of *C. pilocapsulus* Saether are virtually indistinguishable; however, that species has microtrichia (?) in the seminal vesicles.

Pupal exuviae. Total length 4.03-4.27 mm. Thoracic horn and adjacent setae, Fig. 61. Thorax on both sides of the median raphe with weak and irregularly arranged papillae. Abdomen: Tergum II with 2 transverse bands of shagreen in the same position as that of III-VI, but weaker; posterior hooks 60-71 (3), in 2 uniform rows, Fig. 62, in which the hooks are mostly alternately spaced. Pedes spurii B present on segments II and III. Terga III-V bearing 3 transverse bands of shagreen the most posterior of which is the weakest (cf. Fig. 62). Tergum VI with only two bands of shagreen similar to that of terga III-V, but lacking the weaker posterior band. Sterna IV-VI with pedes spurii A; sterna II-VIII with anterolateral patches of very fine shagreen, with that of II and VIII weakest. Swim fin, Fig. 63.

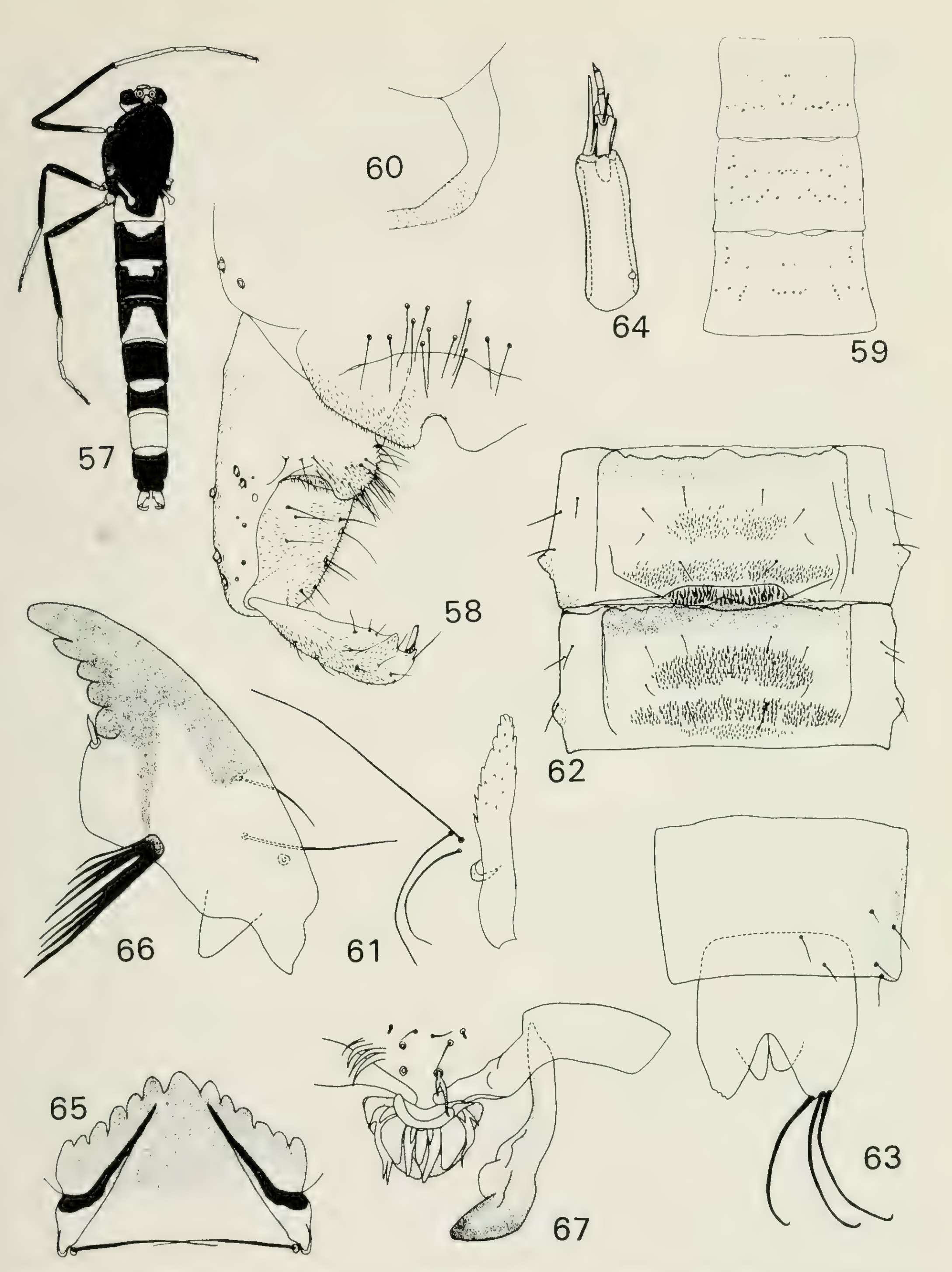
Cricotopus lavaderos, spec. nov. is very similar to the pupa briefly described as *Cricotopus* sp. 3 by Roback & Coffman (1983, Fig. 97, 98) from Bolivia, Peru, and Venezuela. That species, however, has stronger spinulae on the apex of the thoracic horn.

Larva. Head capsule yellowish; mentum blackish as is slightly more than half of the apex of the mandible; base of mandible dark brown as is the apex of the premandible and a narrow rim of the postoccipital margin. Ventral head length 172-195 µm (3). Antenna, Fig. 64; length 68-84 µm (3). Mentum, Fig. 65. Mandible, Fig. 66. Ephipharyngeal structures and premandible, Fig. 67.

Posterior parapods each with 13 long slender claws. Anal tubules 4, 2 almost as long as the parapods and 2 slightly shorter. Procerci about as long as broad, each with one short anterior seta and 6-7 long, terminal setae.

This larva is unusual in having (1) the pecten epipharyngis with the lateral teeth much shorter than the central one, (2) SI with very unequal branches, and (3) the next to last lateral tooth of the mentum being almost as short as the outermost tooth.

Material examined. Holotype: ♂, **Lavaderos**, no. A1d (I-02), sweep net, 22-I-81. - Allotype ♀, **Rincon**, 16-III-81. - Paratypes: **Barretal**, no. I-03 1♀, pupal exuviae; no. I-06, 1♂, pupal exuviae, no. I-32, 1♂, pupal exuviae, no. I-18 1♀, pupal exuviae, no. I-16 1♀, pupal exuviae, larval exuviae, no. I-15 1♀, pupal exuviae, no. I-26, 1 larval exuviae, 2 pupal exuviae, no. I-24, 4 pupal exuviae, (also on same slide 1 pupal exuviae of *C. rincon*, spec. nov.), no. I-21 3 pupal exuviae, (also on same slide 1 pupal exuviae *C. rincon*), no. I-28, 4 larvae, no. I-27, 1 pupal exuviae, no. I-19a 1 pupal exuviae no. I-01 1♂, pupal exuviae, no. I-05 1♂, 1♀, no. I-20, 1♂, 1♂ (fragmentary), 12 pupal



Figs 57-67. *Cricotopus lavaderos*, spec. nov. 57. Colour pattern of ♂. 58. Genitalia, paratype ♂. 59. Chaetotaxy of terga II-IV, holotype ♂. 60. Neck of spermatheca, ♀. 61. Thoracic horn and adjacent setae, pupa. 62. Terga II, III, pupa. 63. Swim fin, pupa. 64. Antenna, larva. 65. Mentum, larva. 66. Mandible, larva. 67. Ephipharyngeal structures and premandible, larva.

exuviae, no. V-07, 2 pupal exuviae, (on same slide with 1 pupal exuviae, *Cricotopus rincon*, spec. nov., 1♀ *Chironomus rincon*, spec. nov., 1♀ *Chironomus* sp.) no. 228f[40], 1 larvae exuviae, (on same slide with paratype pupal ♂, *Endotribelos grodhausi*, spec. nov.), 22.I.-25.II.81; **Rincon**, no. I-07, 1♂, 1♀, no. I-08, 1♂, 1♀, no. I-19b 1♀, pupal exuviae, 42♂♂, 34♀♀, 8 pupal exuviae (also 8♂♂, 30♀♀ in alcohol), no. I-33, 15 pupal exuviae (also on same slide 1 pupal exuviae, *Cricotopus rincon*, spec. nov. and 1 larva, *Metriocnemus* spec.), no. 215 1 pupal exuviae, 1 larval exuviae (assoc.), 3 pupal exuviae, no. I-23, 2 pupal exuviae, 2 larval exuviae (assoc.), 12 pupal exuviae, no. II-42 3 pupal exuviae, 4 larvae, (on same slide with 3 pupal exuviae *Metriocnemus* spec.), no. I-36, 8 larvae, (on same slide with 5 larvae, *Metriocnemus* spec.), 2.II.-3.III.81; **Lavaderos**, no. I-09, 1 larval exuviae, pupa♂, no. I-10 1♂, no. I-11 1♂, no. I-14, ♀, no. I-13 1♀, no. I-12 1♀, no. I-04 1♂, 22.I.-22.II.81; **Medio Monte**, no. I-31, 1♂, no. I-25 6 pupal exuviae, (on same slide with 1 pupal exuviae, *Polypedilum* spec.), 28.I.81.

Cricotopus rincon, spec. nov.

Holotype male. Colouration: Head and thorax almost entirely dark. Thoracic vittae blackish with a narrow yellow band between the median and lateral vittae; shoulders and prescutum yellowish. Scutellum infuscate. Postnotum and venter of preepisternum blackish. Halteres pale. Legs and abdomen strongly marked with yellow and black markings, Fig. 68.

Head. Antenna with 13 flagellomeres. Antennal ratio 0.95 (0.87-1.06; 4). Palpal proportions 90:195:255:390 µm. Dorsal extension of eye short and broadly wedge-shaped. Clypeus at the base slightly wider than the antennal pedicel; with 17 (12-16; 3) setae. Frontal setae 3 (2-3; 7). Temporal setae 7 (6-7; 3).

Thorax. Antepronotum evenly tapered from the lateral margin to the apex. Setae: Lateral antepronotals 3 (2-3; 2); dorsocentrals 27 (16-22; 3), in a partially double row; acrostichals 26 (16-22; 3), 1 row posteriorly becoming doubled anteriorly; prealars 6 (4-5; 3); scutellars 26 (21-26; 3), in 2 to 3 staggered rows.

Wing. Membrane with microtrichia visible at 125 ×. Costa 95 µm (62-68; 3) beyond R_{4+5}. R_{4+5} ends proximal to M_{1+2} at 0.42 of the distance between the apex of M_{3+4} and M_{1+2}. R_{2+3} ends at 0.61 (0.55-0.58; 3) of the distance between the apex of R_1 and R_{4+5}. Wing length 2.16 mm (1.79-2.01; 3). Venarum ratio 1.16 (1.10-1.16; 3). Squama with 4 (4-7; 3) marginal setae. R with 2 setae.

Legs. Pulvilli absent. PI spur 62 µm; PII spurs 31, 34 µm; PIII spurs 38, 82 µm, comb of 13 setae. Sensilla chaetica of PIII 11. Leg ratios: PI 0.66 (0.64-0.67; 3); PII 0.48 (0.47-0.50; 3); PIII 0.57 (0.56-0.59; 3). PI BR 3.02.

Abdomen. Genitalia, Fig. 69. Abdominal chaetotaxy, Fig. 70. Ninth tergum with 14-23 (3) setae. Gc/Gs ratio 2.0 (2.17-2.30; 3).

Diagnosis: The vittate thorax, the distinctively banded foretibia and more vittate abdomen together with the presence of a setose basiventral gonocoxite lobe will separate this species from *C. lavaderos*, spec. nov. The abdominal colour pattern and foretibial leg bands are similar to the Peruvian *Cricotopus cantus* Roback but the male genitalia are quite different (cf. Roback 1960, Fig. 38). This species is also similar to *Cricotopus oris* Roback from the Canal Zone and *Cricotopus pilocapsulus* Saether from St. Vincent, West Indies, but those species lack the basal dark fascia on the foretibia and the genitalia are slightly different (cf. Roback 1962, Figs. 26-28; Saether 1981, Fig. 3A, B).

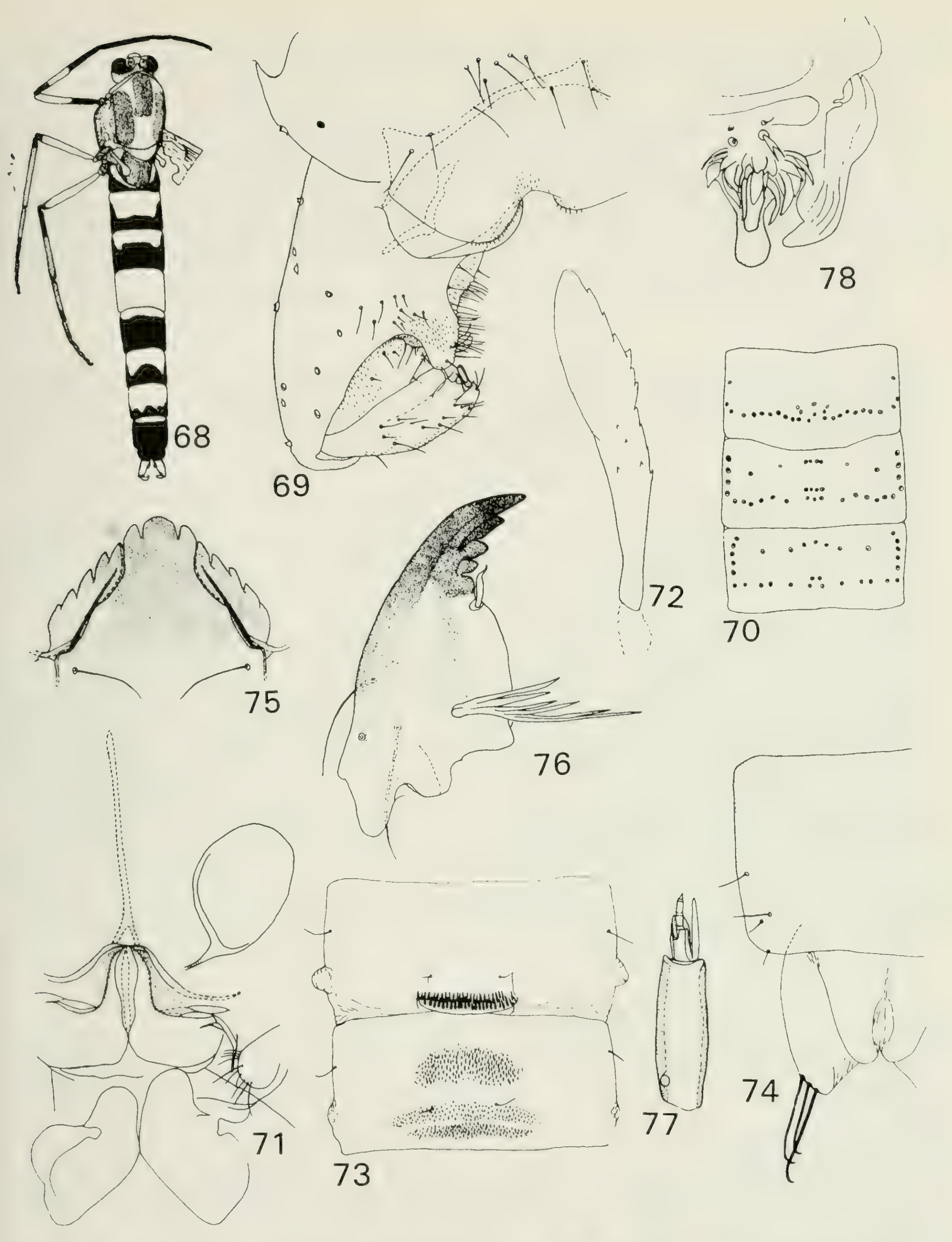
Female allotype. Colouration: As male but with colours slightly more intensified.

Head. Antenna with 5 flagellomeres. Antennal proportions, 77:53:50:53:99 µm. Palpal proportions 46:87:112:167 µm. Eyes reniform. Clypeus with 33 setae. Temporal setae 11 in a single row.

Thorax. Antepronotum moderately narrowed towards the middle then continuing almost parallel-sided to the apex. Setae. Lateral antepronotals 8; dorsocentrals 26, in a partially double row; acrostichals 22, in a staggered single row posteriorly, becoming doubled and divergent anteriorly; prealars 6; supra-alar setae 1; scutellars 18, forming a single row across the apex but becoming 2-3 rows laterally.

Wing. Membrane with microtrichia visible at 125 ×. Costa extended 87 µm beyond R_{4+5}. R_{4+5} ends proximal to M_{1+2} at 0.33 of the distance between the apex of M_{3+4} and M_{1+2}. R_{2+3} ends at 0.62 of the distance between the apex of R_1 and R_{4+5}. Anal ends at 0.71 of the distance between f-Cu and the apex of Cu_1. Wing length 1.76 mm. Venarum ratio 1.11. Squama with 4 marginal setae. R with 7 setae. R_1 with 5 setae. R_{4+5} with 7 setae.

Legs. Pulvilli small. PI spur 49 µm; PII spurs 27, 32 µm; PIII spurs 36, 68 µm, comb of 16 setae. Sensilla chaetica of PII 40, PIII 20. Leg ratios: PI 0.61; PII 0.48; PIII 0.56.



Figs 68-78. *Cricotopus rincon*, spec. nov. 68. Colour pattern, ♂. 69. Genitalia, ♂. 70. Abdominal chaetotaxy, tergum II, III, ♂. 71. Genitalia, ♀. 72. Thoracic horn, pupa. 73. Abdominal shagreen pattern, tergum II, III, pupa. 74. Tergum VIII - swim fin, pupa. 75. Mentum, larva. 76. Mandible, larva. 77. Antenna, larva. 78. Epipharyngeal structures, premandible, larva.

Abdomen. Genitalia, Fig. 71, similar to those of *C. lavaderos* and *C. pilocapsulus* except that the neck of the spermatheca is shorter and straighter; however, the latter species has microtrichia (?) in the seminal vesicles.

Pupa. Cephalothorax and abdomen entirely brownish with the lateral margin of VI-VIII darker brown. Total length 3.09-3.92 mm (3). Thoracic horn, Fig. 72; variable, ranging from completely smooth to moderately denticulate; length, 179, 234 µm (2). Hooks at the apex of tergum II in an alternating double row of 51-52 (3) hooks. Frontal apotome very similar to that illustrated for *Cricotopus pilocapsulus* Saether (1981, Fig. 4A). Abdominal shagreen pattern, Fig. 73, as in the cylindraceus-group (Hirvenoja 1973, Fig. 130-4) as well as the Antillean *Cricotopus pilocapsulus* Saether. Pedes spurii B present on segments II and III. Pedes spurii A present on III-VI. Tergum VIII and swim fin, Fig. 74.

From the descriptions given by Saether (1981), the pupa of *C. pilocapsulus* is virtually indistinguishable from this species.

Larva. Head capsule yellowish; mentum and apical two-thirds of mandibles black; postoccipital ring darker yellow. Ventral head length, 156-195 µm (3). Antennal length, 74-81 µm (3).

Mentum, Fig. 75; second lateral tooth slightly recessed and insloped with the apices of remaining teeth almost in a straight line. Mandible, Fig. 76. Antenna, Fig. 77. Epipharyngeal apparatus, Fig. 78, and labral sensilla not distinguishable from those of *C. lavaderos*.

Posterior parapods each with 14-15 slender yellow claws; procercus about as wide as long, with 6-7 apical setae and a short preapical seta; anal tubules obscured.

The larva of *C. rincon* is very similar to that of *Cricotopus cylindraceus* (Kieffer) (Hirvenoja 1973, Fig. 131). The only discernable difference is in the seta subdentalis which Hirvenoja (1973) describes as bluntly rounded; in this species it is finely attenuate and slightly downcurved.

Material examined. Holotype: ♂, **Rincon**, no. 226a, 2.II.81. - Allotype: ♀, collected with holotype, no. I-62, 2.II.81. - Paratypes: **Rincon**, no. I-69, 1♂, 1♀, no. IV-40, 1♂, 1 pupal exuviae, 28.I.-2.II.81; **Barretal**, no. I-53, 1♂ no. 220b, 1♂, no. I-35, 1♂, no. I-54, 1♂, no. I-57, 1♂, 1 pupal exuviae, no. I-65, 1♂, 1 pupal exuviae, no. I-59, 1♂, 1 pupal exuviae, no. I-61, 1♀, 1 pupal exuviae, no. I-63, 1♂, no. I-60, 1♀, no. I-58, 1♂, no. I-56, 1♂, no. I-67, 1 pupal exuviae, no. I-28, 4 larvae, no. I-30, 3 larvae, no. I-29, 4 larvae, no. I-35, 2 larvae, (on same slide 3 larvae, *Polypedilum* spec. and 5 larvae, *Simulium*), no. I-64, 3 pupal exuviae, no. I-66, 3 pupal exuviae, no. IV-100, 2 pupal exuviae, no. I-70, 3 pupal exuviae, 1 larva, no. IV-60, 1 pupa ♀, 1 larva (also on same slide 4 larvae, *Dicrotendipes californicus* and 3 larvae, *Tanytarsus* spec.), no. V-0, 1 pupal exuviae (on same slide with 2 pupal exuviae, *Cricotopus lavaderos*, spec. nov., 1♀ *Cricotopus lavaderos*, spec. nov., 1 female *Chironomus* spec.), no. IV-99, 1 pupal, ♀ 2.I.-25.II.81; **Atitlan**, no. IV-29, 2 pupal exuviae, 1 larval exuviae, (on same slide with 3 pupal exuviae, 3 larvae, *Cricotopus sylvestris*); no. IV-27, 1♂, 1♀; no. IV-20, 1♂, (on same slide with 1♀, *Cricotopus sylvestris*), 1♀ (on same slide with 1♂, *Cricotopus rincon*, spec. nov.), 21.II.81; no. 303b, 1♂, 1♀, no. A-85, 1♂, 1♀, no. IV-18, 1♀, no. IV-32, 5 pupal exuviae (also on same slide 6 pupal exuviae, *Cricotopus sylvestris*), no. IV-30, 4 pupal exuviae (on same slide with 28 pupal exuviae, *Cricotopus sylvestris*), no. A-31, 2 larvae, 3 pupal exuviae (on same slide with 3 larvae, 6 pupal exuviae, *Cricotopus sylvestris*), ? 28.I.-22.II.81; **Amatitlan**, no. A-85, 1♂, 1♀, 24.II.81.

Cricotopus (Isocladius) sylvestris (F.)

Tipula sylvestris Fabricius, 1794: 252, adult.

Cricotopus remus Sublette, 1964: 115, male, female, pupa, larva, *new synonymy*; LeSage & Harrison 1980: 111, suggested synonymy.

Cricotopus (*Isocladius*) *sylvestris* (F.); Hirvenoja 1973: 27, male, female, pupa, larva; review, subgeneric position, distribution.

Cricotopus sylvestris (F.); Michailova 1976: 291, cytotaxonomy; 1980: 263, cytogenetics; 1985: 10; Rossaro 1979: 78, phylogeny; Sublette & Sublette 1979: 58, review, distribution; LeSage & Harrison 1980: 107, male, female, pupa, larva; review; distribution; Boesel 1983: 78, review; distribution, ecology.

Specimens do not differ from material taken in the southern and southwestern United States (Sublette 1964; Sublette & Sublette 1979). Chaetotaxy, colouration, and genitalia of adults as well as larvae and pupae of the Guatemalan populations agree with descriptions of this species given by Hirvenoja (1973). The junior author has examined Palearctic material determined by Dr. Hirvenoja.

Material examined. **Atitlan,** IV-29, 3 pupal exuviae, 3 larvae (on same slide with 2 pupal exuviae, 1 larval exuviae, *Cricotopus rincon*, spec. nov., and 1 pupal exuviae, Trichoptera spec. indet.), no. IV-20, 1♀ (on same slide 5 pupal exuviae, *Cricotopus rincon*, no. IV-32, 6 pupal exuviae (also on same slide 5 pupal exuviae, *Cricotopus rincon*, spec. nov.), no. IV-30, 28 pupal exuviae (on same slide 4 pupal exuviae, *Cricotopus rincon*, spec. nov.), no. IV-26, 1♂, 1♀, no. A-31, 3 larvae, 6 pupal exuviae, (on same slide with 2 larvae, 3 pupal exuviae, *Cricotopus rincon*, spec. nov.); **Amatitlan**, no. V-61, 9 pupal exuviae, 4 larvae (on same slide with 1♂ *Thienemanniella spreta* (Rob.); no. IV-51, 1♂, 1♀; no. IV-62, 1♂, 1 pupal exuviae; no. A-70, 1♀, 1 pupal exuviae; no. A-55, 1♂, 1♀; no. A-56, 2♂s; no. A-67, 1♀; no. A-76, 1♂; no. A-75, 1♀; no. A-52, 5 larvae, 4 pupal exuviae; no. A-54, 5 larvae; no. A-53, 5 larvae no. V-58, 10 larvae; no. A70, 1♀; no. A55, 1♂, 1♀; no. A56, 2♂s; no. 67, 1♀; no. A76, 1♂; no. A75, 1♀; no. A52, 5 larvae, 4 pupal exuviae; no. A54, 5 larvae; no. A53, 5 larvae; no. V-58, 9 larvae; no. II-51, 1♂, 1♀; no. V-62, 1♂, 1 pupal exuviae, 3.-24.II.81.

Limnophyes guatemalensis, spec. nov.

Holotype male. Colouration: Antennae and dorsum of head blackish, remainder yellowish. Antepronotum, thoracic vittae, scutellum, upper part of postnotum and preepisternum blackish; prescutellar and humeral areas, lower part of postnotum and preepisternum and pleural areas except MAII sclerite, yellowish. Halteres pale. Legs brownish-black with the foreleg slightly darker than PII and PIII. Abdomen, including genitalia, blackish.

Head. Antenna with 11 (11; 3) flagellomeres. Antennal ratio 0.25 (0.25-0.27; 3); flagellomere sparsely plumed with short straight setae; apical flagellomere with a terminal short stiff seta; tip almost devoid of sensilla. Palpal proportions 25:62:65:96 µm. Eyes reniform, moderately exerted on head. Ocular ratio 0.64 (paratype). Clypeus short, the width about equal to that of the antennal pedicel, with 11 (10-11; 3) setae. Inner vertical setae 1 (1: 3). Postocular setae (not discernable on holotype male) (3; 3).

Thorax. Fig. 79. Setae: Antepronotals 3 (2-3; 3) lateral, 1 dorsal, coarse, as long as the dorsolateral setae; dorsocentrals 8 (5-7; 3), in one row; acrostichals lacking; prescutellars 1 (1,3), lanceolate; humerals 5 (5-7; 3), none lanceolate; prealars 7 (6-7; 3), the most posterior one lanceolate; supra-alar 1 (1; 3); scutellars 4 (4; 3); posterior anepisternals II, 1 (1; 3); preepisternals, 3 (2; 3); epimerals II, 3 (2; 3).

Wing. Membrane with coarse microtrichia. Costa extended 62 µm (62-70; 3) beyond R_{4+5}. R_{4+5} ends far proximal to M_{1+2}. R_{2+3} almost parallel to R_1. Downcurved portion of Cu_1 at an angle of 40° to basal part of Cu. Wing length 0.93 mm (0.76-0.90; 3). Venarum ratio 1.39 (1.36-1.41; 3). Squama with 2 (2; 3) marginal setae. R without setae.

Legs. Pulvilli absent. PI spur 30 µm; PII spurs 16, 20 µm, side denticles weak; PIII spurs 14, 40 µm, side denticles slightly stronger than PII, comb of 9 (10-12; 3) setae. Sensilla chaetica of PII and PIII lacking. Leg ratios: PI 0.52 (0.49-0.52; 2); PII 0.44 (0.43-0.45; 3); PIII 0.48 (0.49-0.51; 3). Ta_4 on all legs slightly shorter than Ta_5.

Abdomen. Genitalia, Fig. 80; gonostylus, Fig. 81; internal skeleton, Fig. 82. Ninth tergum conically produced to form an anal point. Gc/Gs ratio 1.47 (1.36-1.55; 3); virga absent but represented by a weak, slightly curved socket plate.

Diagnosis. This species resembles *Limnophyes mariae*, spec. nov. in lacking setae on the radial veins but it differs in that the genitalia have a small triangular anal point and lacks a virga. It also differs in having a much lower number of thoracic lanceolate setae with only one occurring on the prescutellar area, one in the prealar series, and none in the humeral area.

Allotype female. Colouration similar to male.

Head. Antenna with 4 flagellomeres; proportions 64:36:36:74 µm; terminal flagellomere with an apical stiff seta. Antennal ratio 0.54. Palpal proportions 30:64:78:100 µm. Eyes reniform, moderately exerted on head. Ocular ratio 0.31. Clypeus with 7 setae. Inner vertical setae 1. Postocular setae 2.

Thorax. Antepronotum similar to the male. Setae: Lateral antepronotals 2; dorsocentrals 8, in 1 row, plus 6 humerals (rubbed so lanceolates not discernible). Acrostichals lacking; prescutellars 1, lanceolate; prealars 8, most posterior seta lanceolate; posterior anepisternals II, 1; preepisternals 4. epimerals II, 4.

Wing. Membrane with microtrichia visible at 120 ×. Costa extended 55 µm beyond R_{4+5}. Wing length 0.81 mm. Venarum ratio 1.49. Squama with 3 marginal setae. Longitudinal veins without setae.

Legs. Pulvilli absent. PI spur 34 µm; PII spurs 20, 14 µm; PIII spurs 42, 16 µm, tibial comb of 10 setae. Leg ratios: PI 0.51; PII 0.45; PIII 0.49. PI with Ta_4 slightly shorter than Ta_5; PII and PIII with Ta_4 much shorter Ta_5.

Abdomen. Genitalia slightly turned in slide preparation but all features appear to be very similar to those of *L. mariae.*

Material examined. Holotype: ♂, **Rincon**, 3-II-81, no. II 18. - Allotype: ♀, paratype ♂ on same slide, **Rincon**, 2.II.81, no. II-8. - Paratypes: **Rincon**, no. II-09, 1♂, **Barretal**, no. II-08, 1♂, no. II-07, 1♂, no. II-11, 1♂, 2♀♀, no. A-16, 1♂, 2♀♀, no. II-17, 1♂, 2.II.-27.III.81.

Limnophyes mariae, spec. nov.

Holotype male. Colouration: Head and thorax, including legs and halteres, and abdomen blackish.

Head. Antenna with 12 flagellomeres. Antennal ratio 0.59 (0.52-0.58; 4). Palpal proportions 36:66:64:130 µm. Eyes reniform, moderately exerted on head, glabrous. Ocular ratio 0.60. Clypeus at the base slightly greater than the width of the antennal pedicel; with 14 (11-18; 3) setae. Inner vertical setae 1 (4). Postocular setae 3 (3-5; 4).

Thorax (Fig. 83). Antepronotum slightly narrowed to near the middle, then almost parallel-sided to near the apex. Setae: Lateral antepronotals 2 (2-3; 3); dorsocentrals 29 (23-30; 3), 9 (5-10; 3) forming a group of lanceolate humerals and 7 (4-11) a group of lanceolate prescutellars; prealars 6 (5-8; 2); supra-alars 7 (4-8; 4); scutellars 7 (4-8; 4); medial anepisternals II, 1 (1; 4); posterior anepisternals II, 1 (1; 4); preepisternals, (1-3; 4); epimerals II, 7 (5-6; 3).

Wing. Membrane with coarse microtrichia visible at 125 ×. Costa extended 70 µm (4) beyond R_{4+5}. Wing length 1.14 mm (1.07-1.23; 3). Venarum ratio 1.42 (1.32-1.38; 3). Squama with 4 (3; 3) marginal setae. Longitudinal veins without setae.

Legs. Pulvilli vestigial. Claws weakly palmate. PI spur 46 µm; PII spurs 19, 25 µm; PIII spurs 15, 50 µm, comb of 10 setae, the outermost being almost a long and as heavy as the main tibial spur. Leg ratios: PI 0.49 (0.48-0.53; 3); PII 0.45 (0.38-0.49; 3); PIII 0.54 (0.53-0.55; 3). Ta_4 subequal to Ta_5 on PI but distinctly shorter on PII and PIII. Sensilla chaetica lacking on all tarsi.

Abdomen. Genitalia, Fig. 84; gonostylus (paratype ♂), Fig. 85; internal skeleton, Fig. 86. Gc/Gs ratio 1.33 (1.26-1.66; 3). Virga a single spine similar to those of the brachytomus-group (Saether 1990, Fig. 7F-J).

Diagnosis. The combination of a moderate number of lanceolate prescutellar and humeral setae, sparse anterior preepisternal setae, wings without R setae, a posteriorly notched ninth tergum, almost right-angled basidorsal gonocoxite lobe, and a gonostylus with a very weak crista dorsalis are unique among known *Limnophyes*. The genitalia are similar to *Limnophyes difficilis* Brundin (Saether 1990, Fig. 55E, F) but the ninth tergum is rounded in that species as well as the thorax being distinctly different (cf. Saether 1990, Fig. 55B).

Allotype female. Colouration: Almost entirely blackish.

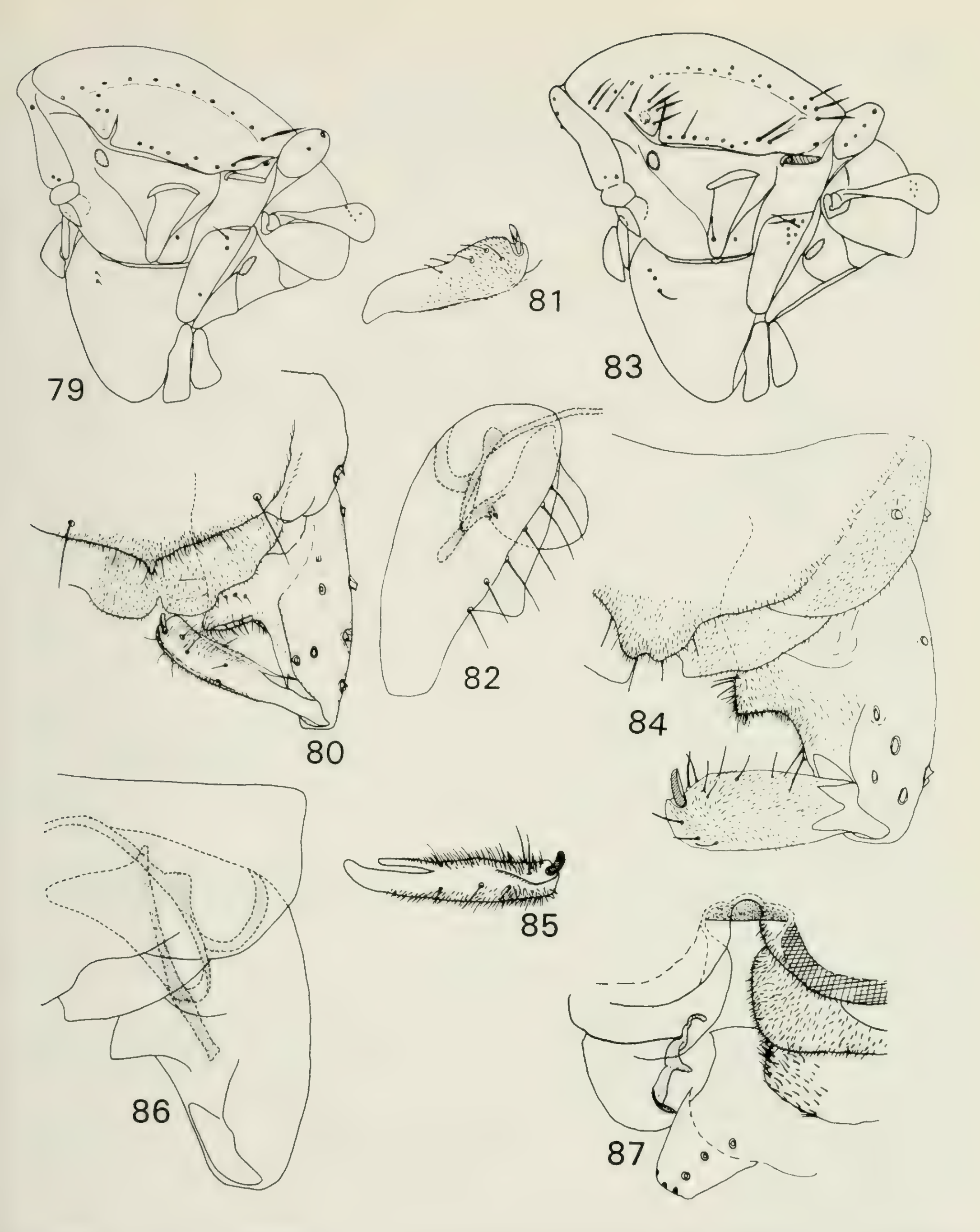
Head. Antenna with 5 flagellomeres, very similar to that of *Limnophyes minimus* (Meigen) (as *L. hudsoni* Saether 1975, Fig. 4A), except that the terminal flagellomere has a subapical stiff seta; proportions 40:34:40:48:86 µm. Antennal ratio 0.53. Palpal proportions 30:54:54:134 µm. Third palpomere with a single cylindrical sensillum clavatum. Eyes reniform, moderately exerted on head. Ocular ratio 0.53. Clypeus much wider than the antennal pedicel; with 17 setae. Inner vertical seta 1; postocular setae 3.

Thorax. Setae: Lateral antepronotals 3, 2 near the middle and 4 near the dorsal apex; dorsocentrals 8, in 1 row; prescutellars 8, lanceolate; humerals 9, at least 4 lanceolate; acrostichals lacking; prealars 7; supra-alar 1; scutellars 4; median anepisternals II, 1; posterior anepisternals II, 2; preepisternals 5. Epimerals II, 7.

Wing. Membrane with coarse microtrichia at 125 ×. Costa extended 70 µm beyond R_{4+5}. Wing length 0.85 mm. Venarum ratio 1.29. Squama with 4 marginal setae. R with 13 setae; R_1 with 6 setae; R_{4+5} with 10 setae.

Legs. Pulvilli absent. PI spur 20 µm; PII spurs 16, 20 µm; PIII spurs 14, 44 µm; PIII comb of 11 setae. Sensilla chaetica of PII 5, PIII 8. Leg ratios: PI 0.53; PII 0.47; PIII 0.54. PI Ta_4 subequal to Ta_5; PII and PIII Ta_4 shorter than Ta_5.

Abdomen. Genitalia, Fig. 87.



Figs 79-82. *Limnophyes guatemalensis*, spec. nov. 79. Thorax, lateral view, ♂. 80. Genitalia, ♂. 81. Left gonostylus, paratype ♂. 82. Internal skeleton, ♂.
Figs 83-87. *Limnophyes mariae*, spec. nov. 83. Thorax, lateral view, ♂. 84. Genitalia, ♂. 85. Gonostylus, paratype ♂. 86. Internal skeleton, paratype ♂ genitalia. 87. Genitalia, allotype ♀.

As relatively few female *Limnophyes* have been described, it is not possible to separate the female of *L. mariae* at this time.

Material examined. Holotype: ♂, **Rincon**, no. II-03, 25.II.81. - Allotype: ♀, **Barretal**, no. II-13, 6.III.81. - Paratypes: **Rincon**, no. II-05, 1♂, no. II-14, 1♀, 25-II-81; **Barretal**, no. II-06, 1♂, no. II-02, 1♂, no. II-04, 1♂, no. II-01, 1♂, no. II-15, 1♀, no. 306b, 1♀, [slide also with♂ orthocladine, genitalia lost.], 3.II.-6.III.81.

We are pleased to dedicate this species to Mary Sublette whose contribution to this work has been indispensable.

Metriocnemus costatus, spec. nov.

Holotype male. Colouration: Head, thorax, and abdomen black. Halteres pale. Legs dark brownish-black; Femur of PI with a slightly darker at apex. Genitalia dark except for pale gonostyli.

Head. Antenna with 13 flagellomeres. Antennal ratio 0.82 (0.87-0.94; 3). Palpal proportions 31:187:156:203 µm. Eyes almost reniform, with a short broad dorsal extension. Clypeus at base about the same width as the antennal pedicel, with 52 (44-58; 3) setae. Temporal setae 31 (27-34; 3); medial to the eyes multiserial and fine, posterior to the eyes becoming uniserial and very coarse.

Thorax. Antepronotum broad, only weakly tapered at the dorsal apex. Setae: Lateral antepronotals 15 (8-15:3), dorsocentrals 88 (67-94; 3), multiserial, anteriorly the row expanding to form a group of 19 (13-19; 3) humerals; acrostichals 54 (43-49; 3), mostly in 2 rows; prealars 34 (34-42; 3); supra-alars 4 (3-4; 3); scutellars 20 (19-23; 3), fine, scattered on the anterior face; 42 (31-41; 3) along the dorsal apex, much coarser in a single row laterally, 2 staggered rows medially; preepisternals 18 (11-17; 3).

Wing. Membrane with dense macrotrichia on the entire surface. Costa extended 155 µm (117-140; 3) beyond R_{4+5}. Chaetotaxy of longitudinal veins not clearly discernable because of the dense membrane macrotrichia. Down-curved portion of Cu_1 at an angle of 17° (13-17; 3) to basal part of Cu. Wing length 1.68 mm (1.47-1.59; 3). Venarum ratio 1.25 (1.22-1.27; 3). Squama with 34 (21-29; 3) setae.

Legs. Pulvilli vestigial. Claws trifid. PI spur 70 µm; PII spurs 46, 40 µm; PIII spur 80, 42 µm; all spurs with coarse appressed denticles. Sensilla chaetica of PII and PIII lacking. Leg ratios: PI 0.82 (0.84-0.86; 3); PII 0.49 (0.48-0.50; 3); PIII 0.53 (0.51-0.52; 3).

Abdomen. Genitalia, Figs. 88, 89, 90. Ninth tergum with 28 (21-30;3) setae. Virga lacking but genitalia with a midventral notched, somewhat quadrangular plate.

Diagnosis. This species may differentiated from the known Nearctic species by having a short anal point, a moderately developed gonocoxite lobe, and a midventral, somewhat quadrangular plate. The chaetotaxy of the thorax also appears to be distinctive.

Allotype female. Colouration: Mostly black; ground colour of thorax, scutellum, and haltere knobs somewhat paler brownish.

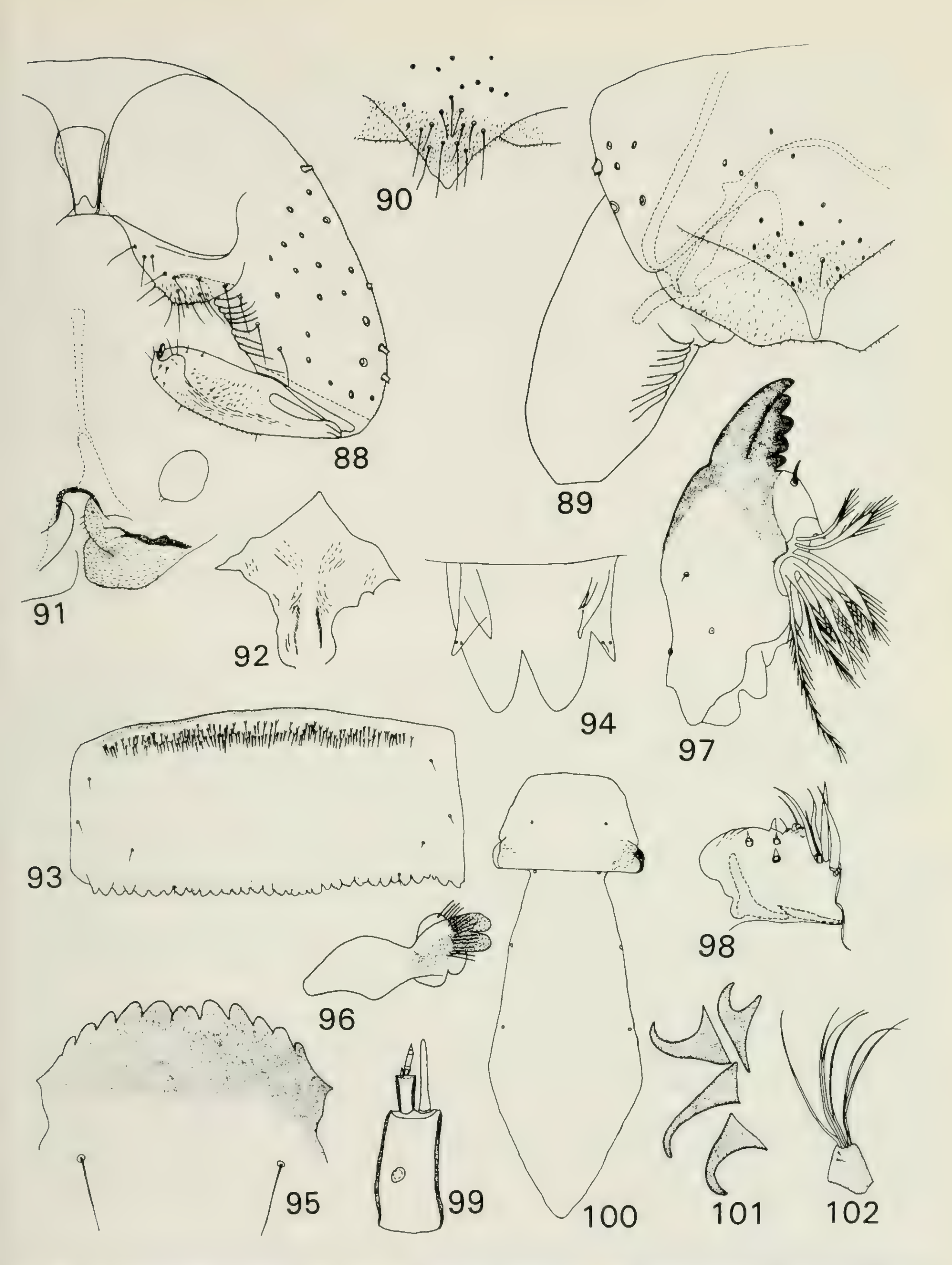
Head. Antenna with 5 flagellomeres; proportions 84:56:65:65:71 µm; basal and apical flagellomeres ovoid, flagellomeres 2-4, flask-shaped. Palpal proportions 31:210:158:226 µm. Eyes reniform, moderately exerted on head. Ocular ratio 0.71. Clypeus at the base much broader than the width of the antennal pedicel; with 90 setae. Frontal setae 8. Temporal setae 78.

Thorax. Setae: Lateral antepronotals 18; dorsocentrals 119, mostly in 2-3 rows, posteriorly an expanded clump of 13 prescutellars and anteriorly a clump of 37 humerals; acrostichals 59, mostly in 2 rows; prealars 41; supra-alars 4; scutellars 74, somewhat strewn; posterior series heaviest, grading off to fine anteriorly; preepisternals 24.

Wing. Membrane with heavy macrotrichia on the entire surface. Costa extended 179 µm beyond R_{4+5}, strongly down-curved at the apex. Setae of wing veins not distinguishable because of the heavy membrane vestiture. Wing length 1.59 mm. Venarum ratio 1.36. Squama with 32 marginal setae.

Legs. Pulvilli vestigial. PI spur 59 µm; PII spurs 46, 34 µm; PIII spurs 68, 40 µm; PIII tibial comb with 9 setae, the outermost much heavier than the remainder. Leg ratios: PI 0.87; PII 0.49; PIII 0.52. Sensilla chaetica of PII 16; PIII lacking.

Genitalia. Fig. 91, similar to other members of the genus.



Figs 88-102. *Metriocnemus costatus*, spec. nov. 88. Genitalia, holotype ♂. 89. Internal skeleton, holotype ♂ genitalia. 90. Anal point, paratype ♂. 91. Genitalia, ♀. 92. Frontal apotome, pupa. 93. Tergum III, pupa. 94. Swim fin, pupa. 95. Mentum, larva. 96. Premandible, larva. 97. Mandible, larva. 98. Maxilla, larva. 99. Antenna, larva. 100. Frontoclypeus, larva. 101. Posterior paropods, claws, larva. 102. Procercus, larva.

Pupa. Total length 3.08 mm (1). Frontal apotome, Fig. 92. Thoracic horns apparently lacking. Wing sheaths without bacatiform papillae or nasiform tubercles. Terga II-VIII with an apical row of slightly darkened tubercles, Fig. 93. Tergum II tubercles 38 (1); tubercles on VII-VIII with more acute tips than those on II-VI; terga III-VIII with a basal band of clustered microtrichia of two types: type I finer and with 3-4 microtrichia usually clustered at the base; and type II coarser with most of the microtrichia single. Tergum IX with sparse fine shagreen. Anal lobe with the posterolateral corners acute, each of which has two small, pale setae, Fig. 94.

Larva. Ventral head length 172 µm. Head dark brown with the tips of the mandibles and premandibles, mentum and broad postoccipital ring blackish.

Mentum, Fig. 95; ventromental plates lacking. Premandible, Fig. 96. Mandible, Fig. 97, with 7 main branches to seta interna. Maxilla with 4 lacinial chaetae, Fig. 98. Antenna five-segmented, Fig. 99. Pecten epipharyngis with 3 main teeth and apparently with a smaller tooth on either side; SI strongly pectinate; chaetulae basales and laterales only weakly fimbriate. Frontoclypeus, Fig. 100. Anterior parapods each with the anterior hooks long, slender, slightly curved and very weakly pectinate at the tips; the posterior field hooks are very small and strongly hooked, with the intermediate showing a transition between the two extremes. Posterior parapods with 11 black hooks and three slightly paler hooks, Fig. 101; hooks of three shapes; procercus, Fig. 102. Anal tubules not evident on the exuviae available for study.

Material examined. Holotype: ♂, **Barretal**, no. II-51, 22.I.81. - Allotype: ♀, no. II-67, (on same slide with paratype ♂, pupal exuviae), 25.II.81. - Paratypes: **Rincon**, no. II-59, 1♀, 13.III.81; **Barretal**, II-53, 1 pupal ♂; no. II-54, 3♂♂ (one slide), no. II-55, 1♂, no. II-66, 1♂, no. II-68, 1♂, no. II-61, 1 larva, 1♀ pupa, no. II-43, 1 larvae, 1 pupal exuviae, no. II-52, 1 larva, 1 pupal exuviae, 1♂, no. II-58, 1 larva, 2 pupal exuviae, 1♀, no. II-60, 1♀ pupa, no. II-62, 1♀, no. II-63, 1♀ pupa, no. II-64, 1♀, no. II-65, 1 pupal exuviae (1♀ pin 305a).

Metriocnemus lautus, spec. nov.

Holotype male. Colouration: Ground colour of head and thorax yellowish-brown; most of head, thoracic vittae, scutellum, postnotum, and ventral apex of preepisternum blackish; median vittae separated by a narrow yellow fascia which contains the acrostical setae; median and lateral vittae separated by the yellowish-brown ground colour. Prescutellar area yellowish with some brownish colour adjacent to the scutellum. Halteres yellowish. Legs mostly black; trochanters and extreme base of all femora yellowish.

Head. Antenna with 12 flagellomeres. Antennal ratio 0.32. Palpal proportions 43:155:161:174 µm; apex of third palpomere with an apical, short heavy seta (a second seta may have been present as evidenced by an empty alveolus), Fig. 103. Eyes reniform, moderately exerted on head. Ocular ratio 0.59. Clypeus at the base about as wide as the antennal pedicel, with 17 setae. Temporal setae 19.

Thorax. Setae: Lateral antepronotals 5; dorsocentrals 29, mostly in a staggered double row, posteriorly forming a clump of 3 prescutellars, anteriorly a clump of 11 humerals; acrostichals 28, in a staggered double row; prealars 17; supra-alars 3; scutellars 28, posterior series very heavy, in an almost straight row, anterior ones much smaller and strewn; epimerals II, 5, other thoracic sclerites bare.

Wing. Membrane with dense macrotrichia. Costa extended 155 µm beyond R_{4+5}, ending slightly proximal to the apex of M_{1+2}. R_{4+5} ends almost directly over M_{3+4}. Down-curved portion of Cu_1 at an angle of 18° to basal part of Cu_1. Anal ends very slightly proximal to f-Cu. Wing length 1.49 mm. Venarum ratio 1.30. Squama with 8 marginal setae. Chaetotaxy of longitudinal veins obscured by the dense membrane macrotrichia.

Legs. Pulvilli vestigial. Tips of claws trifid. PI spur 46 µm; PII spurs 34, 24 µm; PIII spurs 62, 37 µm; PIII tibial comb of 12 setae. Sensilla chaetica of PII lacking, not discernable on partially obscured PIII. Leg ratios: PI 0.59; PII 0.44; PIII 0.50.

Abdomen. Genitalia, Fig. 104; internal skeleton, Fig. 105. Ninth tergum with 14 seta.

Diagnosis. The twelve segmented flagellum, the very low antennal ratio, the longer anal point, and the broad midventral plate will differentiate this species from known Panamerican *Metriocnemus*.

Material examined. Holotype: ♂, **Lavaderos**, sweep net, no. II-56 (on same slide as 1♀, *Paraphaenocladius exagitans* (Joh.), 22.I.81.

Metriocnemus virgatus, spec. nov.

Holotype male. Colouration: Head, thorax, and abdomen largely blackish; humeral area and pleura yellowish-brown; on some paratypes a thin yellowish line occurs along the acrostichal setal row. Halteres pale. Legs yellowish brown; apex of fore femur, all of tibia and tarsus blackish; middle and hind femora yellowish, tibiae yellowish becoming darker apically; all tarsi dark.

Head. Antenna with 13 flagellomeres. Antennal ratio 0.78 (0.75-0.87; 3); palpal proportions 31:195:187:226 µm. Dorsal extension of eye short and wedge-shaped. Clypeus at the base about equal to the width of the antennal pedicel; with 35 (32-34; 3) setae. Temporal setae 27 (32-41; 3), multiserial medial to the eyes but becoming coarser and uniserial behind the eyes.

Thorax. Antepronotum only slightly narrowed dorsally, with a broad median notch at the posterior margin of which the two halves are slightly contiguous. Setae: Lateral antepronotals 15 (10-15; 3); dorsocentrals 68 (59-70; 3) mostly in 2 rows, posteriorly the row expands to form a clump of 7 (9-10; 3) prescutellars and anteriorly, broadly expanding to form a clump of 31 (17-20; 3) humerals; prealars 29 (25-32; 3); supra-alars 2(2-3; 3); scutellars 17 (19-20; 3), coarse, in a transverse row, with 26 (15-28; 3) anterior setae, coarse to fine, in a strewn pattern; preepisternals 3 (4-7; 3).

Wing. Membrane with heavy macrotrichia on the entire surface. Costa 140 µm (100-156; 3) beyond R_{4+5}. R_{4+5} ends over M_{1+2}. Apex of R_{2+3} only slightly divergent from the apex of R_1. Downcurved portion of Cu_1 at an angle of 13° to the basal part of Cu. Wing length 1.80 mm (1.68-1.80; 3). Venarum ratio 1.22 (1.20-1.33; 3). Squama with 24 (17-22; 3) setae.

Legs. Pulvilli vestigial. Claws trifid. PI spur 64 µm; PII spurs 42, 38 µm; PIII spurs 72, 36 µm, comb of 10(9-10; 3) setae, the outermost of which is distinctly heavier than the remainder. Sensilla chaetica lacking. Leg ratios: PI 0.68 (0.68-0.69; 3); PII 0.45 (0.46-0.49; 3); PIII 0.49 (0.48-0.51; 3).

Abdomen. Genitalia, Fig. 106; internal skeleton, Fig. 107. Anal point lacking but with forked basal plate and virga.

Diagnosis. This species resembles the Neotropical species *Metriocnemus griseovittatus* Edwards (Edwards 1931) in lacking an anal point; that species, however, is said to resemble *Metriocnemus picipes* (Meigen) in genitalic features. According to Pinder (1978), *M. picipes* has a very weak basal gonocoxite lobe and a stronger, rounded subapical lobe. It is obvious that *M. virgatus*, with its strong, almost right-angled basal gonocoxite lobe, cannot be Edwards' species.

Metriocnemus virgatus can be differentiated from all known Nearctic species by lacking an anal point.

Allotype female. Colouration: As in the male.

Head. Antenna with 5 flagellomeres; proportions 77:57:59:62:68 µm. Palpal proportions 37:180:167:139 µm (terminal palpomere somewhat shriveled). Eyes reniform, moderately exerted on head. Clypeus with 40 setae. Temporal setae 68, multiserial dorsally covering virtually all of the frons and vertex, becoming uniserial behind the eyes.

Thorax. Setae: Lateral antepronotals 16; dorsocentrals 75, in 2-3 rows; posteriorly the row includes 7 clumped prescutellars, anteriorly 31 humerals; acrostichals 55, in 2 rows; prealars 31; supra-alars 2; scutellars 18, heavy, in a posterior row and 34, mostly finer setae, in an anterior strewn series; preepisternals 5.

Wing. Membrane with macrotrichia on the entire surface. Costa extended 164 µm beyond R_{4+5}. R_{4+5} ends proximal to M_{1+2} at 0.5 of the distance between the apex of M_{3+4} and M_{1+2}. R_{2+3} parallel to and ending near the apex of R_1. Down-curved portion of Cu_1 at an angle of 12° to basal part of Cu. Wing length 1.59 mm. Venarum ratio 1.13. Squama with 25 marginal setae.

Legs. Pulvilli vestigial. PI spur 58 µm; PII spurs 40, 38 µm, Ta_{1-3} with pseudospurs; PIII spurs 70, 38 µm, Ta_{1-3} with pseudospurs; PIII tibial comb with 9 setae, the outermost of which distinctly heavier than the remainder. Leg ratios: PI 0.72; PII 0.46; PIII: 0.51.

Abdomen. Genitalia distorted in mounting but apparently not significantly different from those of *M. costatus* (cf. Fig. 91).

Pupa. Very similar to *M. costatus*, differing in only slight details. The frontal apotome apex blunter as are the lateral margins (Fig. 108). Tubercles at the apex of terga II-VII paler and fewer in number with II having 29 (1) tubercles. Basal fine microtrichia of terga III-VII similar to *M. costatus* type I.

Larva. Very similar to that of *M. costatus*; antennal proportions very slightly different, Fig. 109.

Material examined. Holotype: ♂, **Rincon**, no. II-77 (larva mounted on same slide), 16.III.81. - Allotype ♀, **Barretal**, on same slide with paratype ♂, no. II-83), 16.III.81. - Paratypes: **Barretal**, no. II-72, 1♂; no. II-75, 1♂, no. II-78, 1♂, no. II-79, 1♂, no. II-81, 1♂, 1♀; no. II-82, 1♂, no. II-71, 1 intersex, no. II-76, 1♂, 1 pupal exuviae, no. II-73, 1 pupal ♂, no. II-74, 1 pupal ♂, 1 pupal ♀, 1 larval exuviae, no. II-80, 1♂, 1 pupal exuviae, 1 larval exuviae, no. 326g, 1♂, 1 pupal exuviae, (on same slide with *Parametriocnemus lundbecki* 1♀, 1 pupal exuviae), 3.II.-16.III.81.

Parametriocnemus lundbecki (Johannsen)

Metriocnemus lundbecki Johannsen, 1905: 302, replacement name for *nana* Lundbeck *nec* Meigen.

Parametriocnemus lundbecki (Joh.); Sublette 1967: 537, review; Saether 1969: 115, synonymy; description of adults, pupa, and larva; Sublette and Sublette 1979: 67, distribution; Saether 1981: 18, added description of ♂; distribution; Cranston et al. 1983: 261, figures of larval morphology; Coffman et al. 1986: 265, figures of pupal morphology.

The elongate triangular ninth tergum with an elongate, bare anal point that is almost parallel-sided (Sublette 1967, Figs. 33, 34; Saether 1969, Fig. 63), together with the wing membrane that is covered in the apical three-fourths with macrotrichia is distinctive among Panamerican *Parametriocnemus*.

Material examined. **Rincon**, no. II-20, 1♂, no. II-21, 1♂, no. II-24, 1♂, no. II-25, 1♂, no. II-26, 1♂, no. II-27, 1♂, no. II-28, 1♂, no. SW21h, 1♀, no. II-35, 1♀, no. II-36, 1♀, no. 318e, 1♀, 1 pupal exuviae, (also 1♂ paratype, *Cricotopus rincon*); no. II-39, 1♀, no. II-40, 1♀, 1 pupal exuviae, no. II-41, 4 larvae, (1 larval exuviae, pupal exuviae, *Cricotopus* spec.), 3.II.-21.III.1981; **Barretal**, no. II-23, 1♂, no. 326g, 1♀, 1 pupal exuviae (also 1♂, 1 pupal exuviae, *Metriocnemus virgatus*, spec. nov. on same slide, 22.I.-16.III.81; **Medio Monte**, no. 218, 1♀, 1 pupal exuviae, 28.II.81; **Guachipilan**, stream, no. II-34, 1♀, no. II-33, 1♀, 1 pupal exuviae (also 1 pupal exuviae, *Meropelopia* spec.), 3.II.-26.III.81.

Paraphaenocladius exagitans (Joh.)

Metriocnemus exagitans Johannsen, 1905: 300, male.

Paraphaenocladius exagitans (Joh.); Sublette 1967: 543, review, synonymy.

?*Paraphaenocladius* nr. *exagitans* (Joh.); Saether 1981: 18, description of male; distribution.

The position of the C proximal to the apex of M_{3+4}, the wing with most of the surface covered with macrotrichia, together with genitalic features: elongate triangular ninth tergum, slender, almost parallel-sided, bare anal point, and rounded basidorsal lobe to the gonocoxite (Sublette 1967, Figs. 36, 37) will differentiate the species from other Panamerican orthocladines.

Material examined: **Barretal**, no. II-22, 1♂, no. II-29, 1♂, no. II-39, 1♀, 22.I.-3.II.81; **Lavaderos**, no. II-56, 1♀ (on same slide with holotype of *Metriocnemus latus*, spec. nov.), 22.I.81.

Pseudosmittia forcipata (Goetghebuer)

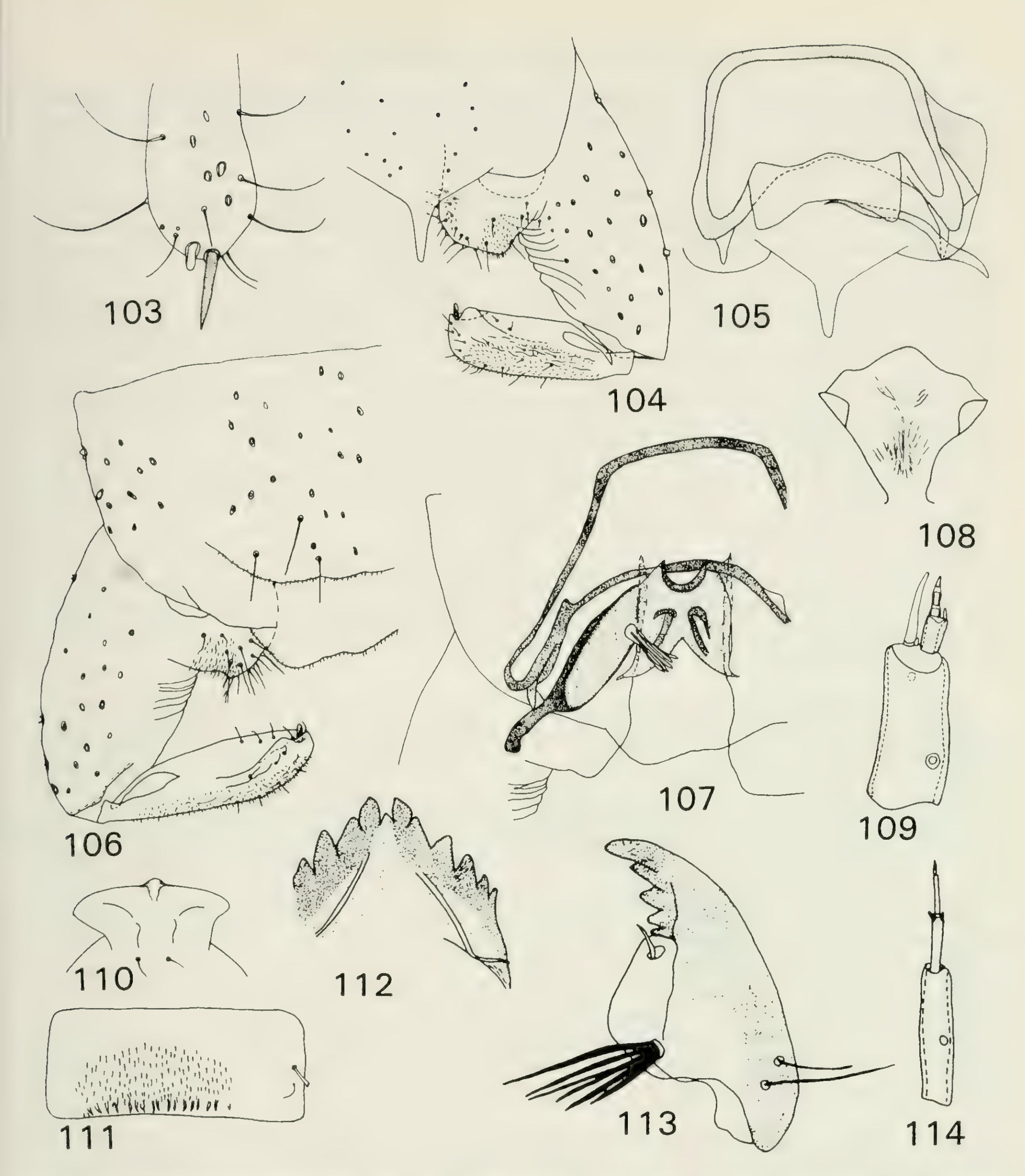
Camptocladius forcipatus Goetghebuer, 1921: 87, male.

Pseudosmittia triplex Strenzke, 1950: 301, male.

Pseudosmittia forcipatus (Goetghebuer); Pinder 1978: 94, generic position.

Pseudosmittia forcipata (Goetghebuer); Sublette & Sublette 1979: 82, synonymy, distribution; Cranston & Oliver 1988: 450, synonymy; distribution.

This species, which can be recognized by the distinctive trilobed male genitalia (Pinder 1978, Figs. 46D, 136D), has a conspicuous virga and a series of elongate denticles at the apex of the phallopodeme. The Antillean species, *Pseudosmittia antillaria* Saether (1981) is similar but has a very weak anal point (well developed in *P. forcipata* with coarse microtrichia along the entire length) and a tapering gonostylus (basally broadened in *P. forcipatus* in medial view).



Figs 103-105. *Metriocnemus lautus*, spec. nov. 103. Apex of third palpomere, ♂. 104. Genitalia, ♂. 105. Internal skeleton, ♂.
Figs 106-109. *Metriocnemus virgatus*, spec. nov. 106. Genitalia, ♂. 107. Internal skeleton, ♂. 108. Frontal apotome, pupa. 109. Antenna, larva.
Figs 110-111. *Thienemanniella medialis*, spec. nov. 110. Frontal apotome, pupa. 111. Tergum III, pupa.
Figs 112-114. *Thienemanniella spreta* (Roback). 112. Mentum, larva. 113. Mandible, larva. 114. Antenna, larva.

Material examined. **Guachipilan,** sweep net, 1♂, 28.I.81; **Santiago Atitlan**, no. IV-07, 2♂♂, no. IV-08, 11♂♂, no. IV-09, 1♂, 1♀, 22.II.81.

Thienemanniella medialis, spec. nov.

A pupa with visible male genitalia was reared from the same sediments where *Thienemanniella semifimbriata* Saether was taken. Although it is somewhat incomplete, sufficient details are visible to differentiate it as a new species.

Holotype male (pharate, partially dissected from pupal exuviae). Colouration: Thoracic vittae blackish, separate and concolourous with the scutellum, postnotum, and lower part of preepisternum. Abdominal terga I-V mostly dark; VI-VII basally and laterally dark but with a quadrate pale area occupying most of each tergum; VIII-IX dark.

Head. Antenna with 10 flagellomeres. Antennal ratio 0.22; terminal flagellomere with an apical rosette of sensilla and without macrotrichia at the base. Palpal proportions 10:16:28:80 µm, third segment without an apical lobe. Eyes moderately exerted on head with distinct microtrichia extending past the facets. Clypeus slightly wider than the antennal pedicels; with 9 setae in a partially doubled row. Temporal setae lacking.

Thorax. Antepronotum broad, only slightly tapered dorsally. Setae: Lateral antepronotals 2, very weak; dorsocentrals 11; prealars 2; scutellars 2.

Wing. Crumpled in pharate male.

Legs. Crumpled. PI spur 26 µm, basal side denticles coarse; PII spur 26 µm; PIII main spur 26 µm, basal side denticles coarse. Hind tibial apex similar to that of *T. spreta* (Saether 1981, Fig. 16 E, [as *T. sanctivincenta*]); comb of 12 setae. Fourth tarsomere on all legs strongly cordiform.

Abdomen. Tergum I with 4 setae; II-III with a single median seta set in a paler spot; terga IV-VI each with 3 setae, each seta set in a paler spot; VI with 2 setae, one towards the lateral margin on each side; VIII bare; IX with 6 setae, 3 on each side of the midline near the apical margin. Genitalia indistinguishable from that of *Thienemanniella afra* Lehmann (1981, Fig. 27) except for a slightly less pronounced medial gonocoxite lobe and fewer ninth tergal setae.

Diagnosis. The hairy eyes, third palpal segment without an apical spur, antenna with 10 flagellomeres and with an apical rosette separates this species from the Paleotropical species *T. afra* and known Panamerican species of *Thienemanniella*.

Allotype female. Colouration: Similar to the male; apical antennal flagellomere black.

Head. Antenna with 5 flagellomeres; proportions 34:31:34:31:46 µm; terminal segment with an apical rosette of sensilla. Palpal proportions 15:22:43:77 µm. Eyes reniform, moderately exerted on head, distinct microtrichia extending beyond facets. Clypeus with 8 setae.

Thorax. Antepronotum similar to the male; without lateral setae. Setae: Dorsocentrals 9, in 1 row; acrostichals lacking; prealars 2; scutellars 2.

Wings. Crumpled in slide mount.

Leg. Badly crumpled and obscured in slide mounting; all spurs are similar to the holotype male; fourth tarsomeres on all legs strongly cordiform.

Abdomen. Genitalia structural details somewhat obscured, but apparently very similar to *T. spreta* (Saether 1981, Fig. 16H [as *T. sanctivincenta*]). However, the notum is broader at the base and is tapered to a very fine point at the anterior tip.

Pupa. Abdominal length 1.02 mm. Frontal apotome, Fig. 110. Wing sheaths without bacatiform papillae. With 2 median antepronotal setae, one of which is much coarser and strongly flattened; with 3 precornial setae, one of which is coarser and slightly flattened; with 3 dorsocentral setae, the middle one more ventral in position. On either side of the median raphe are sparse, very fine microtrichia-like denticles. Abdomen with terga I-II devoid of shagreen; III-V with sparse shagreen and a single apical row of coarse spinulae, Fig. 111; VI-VIII with similar shagreen but without apical spinulae; intertergal membrane II/III with sparse fine spinulae; sterna IV-VII with an apical transverse row of sparse, coarse denticles similar to those of the terga. Swim fin with 3 coarse marginal setae and about 10 very fine setae.

Material examined. Holotype: ♂, **Rincon**, leaf litter at small waterfall C, no. I-100, (on same slide with 2 paratype ♀♀ of *Corynoneura ferelobatus*, and 2 pupal exuviae of *Thienemanniella semifimbratus*), 16.III.81. - Allotype: ♀, **Barretal**, no. I-3, no. 4, (on same slide with holotype ♂, allotype ♀, 2 paratype ♂♂, 4 paratype ♀♀, 7 pupal exuviae of *Corynoneura hirvenojai*, spec. nov. and 1 *Cricotopus* spec., pupal exuviae), 3.II.81.

Thienemanniella semifimbriata Saether

Thienemanniella semifimbriata Saether, 1981: 32. Male, female, pupa, larva; type-locality, St. Vincent, West Indies.

The Guatemalan material is remarkably similar to the St. Vincent specimens as described by Saether (1981), differing notably in having a reduced number of antennal flagellomeres (Guatemala, 9; St. Vincent, 12). Reduction in antennal flagellomeres has been observed as both inter- and intra-population (seasonal) variation in corynoneurines by Schlee (1968). Other differences are slight as is indicated in Table 1 and are construed as population differences. The congruence of genitalic features, tibial spur structure, pupal chaetotaxy and swim fin morphology is considered diagnostic of conspecificity.

The Neotropical species, *Thienemanniella desertica* Paggi has genitalia with a similar basal lobe to the gonocoxite (Paggi 1985, Fig. 9); however, that species has an almost straight phallopodeme while *T. semifimbriata* has a strongly curved one.

Material examined. **Rincon**, from leaf litter at small waterfall C, no. 301a, IV-10, 1♂ pupa, no. 303b, I-95, ♂, no. 326h, I-96, ♂, ♀, 2 pupal exuviae, no. 326j, I-98, ♂, ♀, no. 301c, I-99, ♂, no. 326k, I-97, ♂, ♀, 1 pupal exuviae [on same slide 1♀ *Corynoneura*], no. 327a, I-100, 2 pupal exuviae [on same slide: holotype *Thienemanniella medialis*, spec. nov., 1♀, 1 intersex *Corynoneura ferelobatus*, spec. nov.], no. L31a, I-50, 1 pupal exuviae [3 larval *Corynoneura* sp.], no. L31a, 217L, I-49, 3.II.-25.III.81.

Thienemanniella spreta (Roback), comb.nov.

Corynoneura (Thienemanniella) spreta Roback, 1962: 2, male; type locality, Panama.

Thienemanniella sanctivincenta Saether, 1981: 37, larva, pupa, adult male and female; type locality, St. Vincent, West Indies. **Syn. nov.**

Although we have not examined the type materials, it appears that the Guatemalan specimens agree well with the adults described by Roback (1962) and Saether (1981) (cf. Table 1) and the pupa described by Saether (1981). The larva as described by Saether (1981) is, however, distinctly different from that associated with the pupae and adults in Guatemala. Since both the St. Vincent and Guatemala are presumptive associations, there is some question as to which is the correct association. However, the Guatemalan larval material is from the same lake sediments samples from which pupae and adults were reared.

Table 1. Comparison of selected features in adult *Thienemanniella* species from various locations.

	T. semifimbratus		*T. spreta*		
	St. Vincent	Guatemala	Panama	St. Vincent	Guatemala
Flagellomeres	12	9	12	12	12
Antennal ratio	0.28-0.43	0.48-0.64	0.47	0.32-0.38	0.49-0.57
Setae:					
Temporal	3-4	2-3	–	1-2	0-1
Clypeal	12-14	9-11	–	7-11	6-11
Dorsocentral	12-15	9-11	–	10-14	10-12
Antepronotal	4	4-5	–	3-4	2-3
Prealar	3	3-4	–	2-4	3-4
Scutellar	4-7	4	–	2-3	2
Wing length	0.38	0.70-0.72	0.90	0.63-0.78	0.82-0.93
Venarum ratio	1.79	1.71-1.82	–	1.73-1.84	1.65-1.83
Costa\Wing length	0.38	0.31-0.35	0.38	0.33-0.34	0.30-0.36
PI LR	0.84-0.86	0.82-0.93	–	0.77-0.82	0.76-0.91

Larva. Ventral head length 174-180 µm (3); mandible length 74-78 µm (3). Head yellowish except for the darkened mentum, postoccipital sclerite, mandibular tips and the second antennal segment.

Mentum, Fig. 112, with 13 teeth of which the central tooth is much smaller and paler than the first laterals. Mandible, Fig. 113. Antenna, Fig. 114; proportions 82-94 µm (3):30-32 µm (3):24 µm (3): 4-5 µm (3):4-5 µm (3).

Epipharyngeal apparatus somewhat obscured; pecten epipharyngis with 3 triangular curved blades; premandibles simple with a virtually indistinguishable weak brush.

Anterior parapods separate with numerous long claws which grade off to short claws posteriorly; the anteriorly directed claws are simple while the bulk of the lateral and ventral claws are pectinate; the posterior shorter claws also appear to be simple.

Procercus about twice as long as wide with 4 long terminal setae. Posterior parapods each with a short heavy ventral seta near the base and with about 15 curved claws without basal denticles; anal tubules only slightly longer than the procerci.

Material examined. **Amatitlan**, no. V-64, 1♂, no. A-72, 1♂, no. L-91, 2♂♂, 1♂, no. I-95, 1♂, no. V-59, 2♂♂, no. V-60, 1♂, 1♀, no. A-60, 1♂, 2♀♀, 1 pupal exuviae [7 *Cricotopus* pupal exuviae], no. V-63, 4 pupal exuviae [*Cricotopus*, 2 pupal exuviae, 1♂ pharate, fragmentary], no. A-71, 1♀, no. A-68, 1♂, 1♀, no. A-73, 1♀, no. A-74, 1♀, no. A-65, 1♂, no. A-69, 3 larvae (?), no. V-61, 1♂ (on same slide 9 pupal exuviae, 4 larva, *Cricotopus sylvestris*), 3.-25.II.81.

Subfamily Chironominae

Tribe Chironomini

Apedilum elachistus Townes

Apedilum elachistus Townes, 1945: 33, adults; Epler 1988b: 105, review; generic reassignment.
Paralauterborniella elachista (Townes); Sublette & Sublette 1979: 101, review, distribution.

The wing pattern and genitalia of this species are distinctive (Townes 1945, Figs. 205, 25).

Material examined. **Medio Monte**, no. IV-40, 1♂, concrete cattle drinking trough, no. IV-58, 1♂, no. IV 57, 1♀, 25.II.-12.III.81.

Apedilum subcinctum Townes

Apedilum subcinctum Townes, 1945: 33, adults; Epler 1988b: 105, review, generic reassignment.
Paralauterborniella subcincta (Townes); Sublette & Sublette 1979: 102, review, distribution.

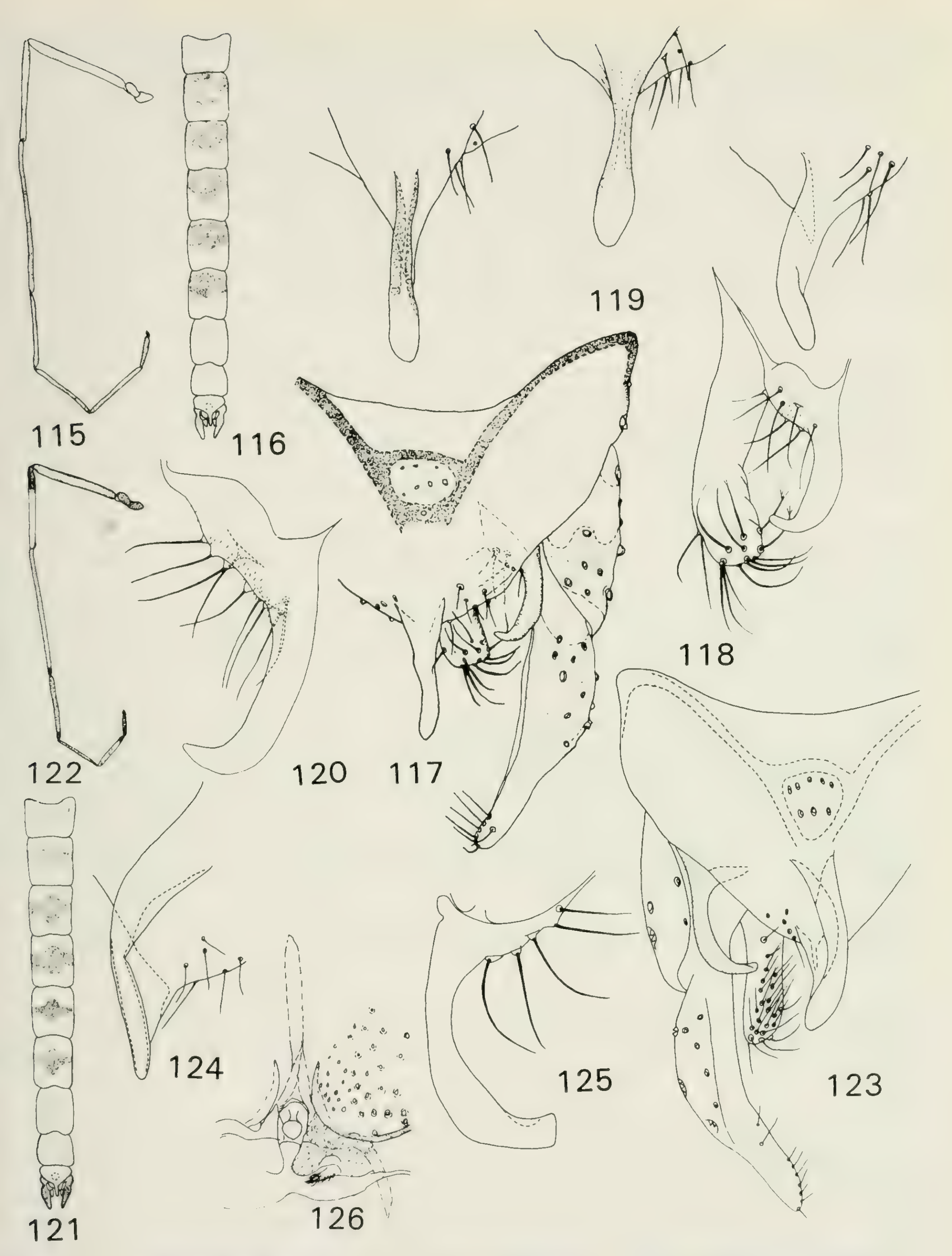
The combination of unmarked wings and genitalic features (Townes 1945, Fig. 24) will differentiate this species.

Material examined. **Atitlan**, no. B03-B06, sweep net, 4♂♂, 21-II-81; **Amatitlan**, no. A-81, 1♂, 1♀, no. A-82, 2♂♂, 24.II.81.

Chironomus wuelkeri, spec. nov.

Holotype male. Colouration: Palpi and antennal flagella blackish-brown, remainder of head and thoracic vittae pale brown. Postnotum, preepisternum and pleural spot dark brown; legs pale brown to dark brown, with the foretibiae and foretarsi black, Fig. 115; narrow base and apex of middle and hind tibiae blackish; middle and hind tarsi brownish at base, becoming darker apically so that Ta_{4+5} on both legs are blackish. Abdominal vittae and genitalia blackish-brown; abdominal markings, Fig. 116.

Head. Antennal ratio 3.06 (2.94-3.34; 3); palpal proportions 50:275:237:237 µm. Frontal tubercle short and conical, length 83 µm (38; 1). Dorsal extension of eye long and parallel-sided, 6 facets wide near apex.



Figs 115-120. *Chironomus wuelkeri*, spec. nov. 115. Foreleg markings, ♂. 116. Abdominal colour pattern, ♂. 117. Genitalia, holotype ♂. 118. Superior and inferior volsellae, holotype ♂. 119. Variations in anal point, ♂. 120. Superior volsella, paratype ♂.

Figs 121-126. *Chironomus jonmartini*, spec. nov. 121. Abdominal colour pattern of ♂. 122. Foreleg colouration, ♂. 123. Genitalia, ♂. 124. Anal point, lateral view, paratype ♂. 125. Superior volsella, ♂. 126. Genitalia, ♀.

Ocular ratio 0.13 (paratype). Clypeus basal width less than the width of the antennal pedicel; with 26 (25-31; 3) setae. Temporal setae 34 (27-30; 3), in double to triple rows behind the dorsal eye extension.

Thorax. Mesoscutum hump not present. Setae: Dorsocentrals 20, partially in 2 rows; acrostichals 18 (16-27; 3), in two rows; prealars 5 (6-7; 3); supra-alars 1 (1; 3); scutellars 18 (17-19; 3), in a partially doubled row.

Wing. Membrane unmarked, with microtrichia clearly visible at 125 ×; r-m crossvein and R, R_1, R_{4+5} and base of M darkened. Venarum ratio 1.04 (1.03-1.04; 3). Wing length 3.61 mm (3.60-3.77; 3); squama with 35 (21-25; 3) marginal setae. R with 37 (33-43: 3) setae; R_1 with 33 (26-39; 3) setae; R_{4+5} with 51 (43-49; 3) setae.

Legs. Sensilla chaetica of PII 12 (8-11; 3), PIII 15 (12-14; 3), both in apical one-third. Pulvilli large. Leg ratios: PI 1.5 (1.5-1.52; 2); PII 0.58 (0.56-0.58; 3); PIII 0.70 (0.65-0.68; 3). PI BR <3.0.

Abdomen. Genitalia, Fig. 117; superior and inferior volsellae, Fig. 118. Ninth tergal setae 9 (6-11; 3). The chaetotaxy on the ninth tergum is variable with setae occurring in 1-3 patches. The variation in anal points due to mounting variation is shown in Fig. 119. Superior volsella, Fig. 120 (paratype).

Diagnosis. This species is similar to several Neotropical species which have narrow anal points. It differs from *Chironomus strenzkei* Fittkau in having a more elongate, hooked superior volsella (cf. Fittkau 1968, Figs. 2, 3); it differs from *Chironomus calligraphus* Goeldi also in the same feature (cf. Fittkau 1965, Figs. 9, 10); and from *Chironomus latistylus* Reiss in differences in abdominal colouration as well as differences in the superior volsella (Reiss 1974, Fig. 6). The latter two species also have differently-shaped gonostyli. In *C. strenzkei*, which has a similar gonostylus, the wing membrane is strongly marked in contrast to this species which has unmarked wings except for the slightly darker r-m crossvein.

Allotype female. Colouration: Very similar to the male; leg markings somewhat darker than the male with the PI femur brown and PII and III pale; PI and II Ti and Ta_{1-5} dark; in PIII Ta_1 dark only on apex and with Ta_{2-5} dark.

Head. Antennal proportions 250:137:137:137:300 µm; palpal proportions 62:250:250:400 µm (apical palpomere somewhat shriveled). Frontal tubercle length 39 µm. Ocular ratio 0.15; Clypeus with 33 setae. Temporal setae 30.

Thorax. Setae: Dorsocentrals 27, in 1-3 rows; acrostichals 26, in 2 rows; prealars 5; supra-alar 1; scutellars 24.

Wing. Membrane with microtrichia clearly visible at 125 ×. Venarum ratio 1.11. Wing length 3.94 mm. Squama with 34 marginal setae, mostly in a 2X series. R with 44 setae; R_1 with 64 setae; R_{4+5} with 91 setae.

Legs. Sensilla chaetica of PII 55, PIII 51. Pulvilli as in the male. Leg ratios: PI 1.57; PII 0.54; PIII 0.67.

Abdomen. Genitalia distorted in mounting but apparently not significantly different from other *Chironomus* species.

Females of the genus *Chironomus* cannot be separated on the basis of genitalic features. However, colour patterns of legs and abdomens, size, and various ratios permit recognition of most species.

Material examined. Holotype: ♂, **Rincon**, sweep net, no. V-01, 25.II.81. - Allotype: ♀, **Rincon**, sweep net, no. V-06, 3.II.81. - Paratypes: **Rincon**, no. V-03, 1♂ 3-III-81, no. SW2h, 2♂♂, sweeping (on same slide with holotype ♂ of *Chironomus rincon*, spec. nov.), 2.II.81.

This species is named in honor of Dr. Wolfgang W. Wuelker, Albert-Ludwigs-University, Freiburg, who has contributed significantly to our knowledge of the karyosystematics of the genus *Chironomus*.

Chironomus jonmartini, spec. nov.

Holotype male. Colouration: Palpi dark; antennal pedicels, thoracic vittae which are almost contiguous, postnotum, a spot on the pleura and preepisternum yellowish-brown. Wing membrane not darkened except on the r-m and f-cu; principal longitudinal veins, including anal, darkened. Tibiae narrowly infuscated at base; Ta_{1-4} on fore legs with a narrow dark fascia at the apex, middle and hind legs similar except that Ta_4 is largely dark; Ta_5 on all legs dark. Abdomen with markings darker than thorax (Fig. 121).

Head. Antennal ratio 3.68 µm (3.41-4.20; 3). Palpal proportions 75:225:237:250 µm. Frontal tubercle length 77 mm (paratype). Dorsal extension of eye parallel-sided with 6 facets near apex. Clypeus with 42 (33-36; 3) setae. Temporal setae 32 (26-33; 3), in an irregular series which may be 2-3 rows wide.

Thorax. Presence or absence of a mesoscutum tubercle cannot be determined from the material at

hand. Setae: Dorsocentrals 30 (25-28: 3), in 2-3 rows; acrostichals 19 (25-26; 3), mostly in 2 rows; prealars 8 (7-8; 3); supra-alars (1; 2); scutellars 16 (16, 18; 2), in a posterior staggered row, with 19 (18, 30; 2), finer setae strewn on anterior face.

Wing. Membrane with microtrichia visible at 125 ×. Wing length 3.26 mm (3.45-3.72; 5). Squama with 18 (23, 28; 2) setae. R with 18 setae. R_1 with 24 setae. R_{4+5} with 32 setae.

Legs. Foreleg colouration, Fig. 122. Pulvilli large. Sensilla chaetica of PII 10 (7-12; 4), PIII 10 (3-9; 4). Leg ratios: PI 1.65 (1.56-1.59; 3); PII 0.61 (0.60-0.67; 3); PIII 0.76 (0.77; 3); PI BR <3.0

Abdomen. Genitalia, Fig. 123. Ninth tergum with 9 (8-12; 3) setae. Anal point broad at base, weakly downturned at apex, Fig. 124 (paratype). Superior volsella darkened, with a hooked apex, Fig. 125; inferior volsella subcylindrical from near the base, with several distinctly branching setae.

Diagnosis. This species resembles members of *Chironomus decorus* complex of the Nearctic region but differs in the details of the superior and inferior volsella.

The holotype male of *Chironomus decorus*, which was examined by the senior author, has genitalia as illustrated by Townes (1945, Fig. 136A).

The species *Chironomus gualtematicus* Cockerell (1915) was described from "... a couple of specimens ..." (female). The co-types have not been located. From the description of the colour pattern it is similar to *C. jonmartini*, particularly in leg colouration. However, the abdominal colour patterns are distinctively different with *C. gualtematicus* having dark abdominal tergal bands which cover half or more of each tergum while *C. jonmartini* has small distinct "saddles" near the middle of terga II-VI. The species *C. gualtematicus* is here considered a *nomen dubium*.

Allotype female. Colouration: Similar to the male; basal segments of antenna brownish; terminal, blackish; crossvein r-m and f-Cu more heavily darkened than in male.

Head. Antennal proportions: 174:118:130:115:232 µm; all segments, except the terminal one flask-shaped; terminal, narrow and spindle-shaped; antennal ratio 0.43. Palpal proportions 55:203:211:- µm (terminal palpomere considerably shriveled). Frontal tubercle length 55 µm. Dorsal extension of eye broad and moderately tapered, with 7 facets near the apex in a diagonal series. Clypeus with 42 setae. Temporal setae 32, 2-3X dorsally.

Thorax. Setae: Dorsocentrals 55, in 2-3 rows posteriorly, becoming 1 row anteriorly, then expanding to form a clump of 6 humeral setae; acrostichals 20, mostly in 2 staggered rows; prealars 7; supra-alar 1; scutellars 16, in a straight posterior series and with 21 smaller setae in an anterior strewn series.

Wing. Membrane with microtrichia clearly visible at 125 ×. R_{4+5} ends over the apex of M_{1+2}. R_{2+3} ends at 0.15 of the distance between the apex of R_1 and R_{4+5}. Venarum ratio 1.08. Wing length 3.46 mm. Squama with 30 marginal setae, mostly in 2 rows. R with 36 setae; R_1 with 41 setae; R_{4+5} with 51 setae.

Legs. Sensilla chaetica of PII 48, occupying the apical 0.85 of Ti; PIII 59, occupying the apical 0.82 of Ti. Pulvilli large, as in other members of the genus. Leg ratios: PI 1.65; PII 0.59: PIII 0.76.

Abdomen. Genitalia, Fig. 126.

The females of the genus *Chironomus* cannot be recognized on genitalic features; however, colour patterns, in combination with size and leg ratios, will usually separate most species.

Material examined. Holotype: ♂, **Atitlan**, sweep net, no. IV-10, 21.II.81. - Allotype: ♀, **Amatitlan**, no. A-87, 23.II.81. -Paratypes: **Amatitlan**, no. A-88, 1♂, no. V-89, 1♂, no. A-80, 1♂, no. A-78, 1♂, no. A-79, 1♀, 23.-25.II.81; **Atitlan**, no. IV-13, 1♂, 21.II.81; **Rincon**, no. V-10, 1♂, 2.II.81, no. V-02, 1♂, no. V-09, 1♂, no. V-08, 1♀, 2.-3.II.81, no. V-05, 1♀, Rincon.

We are pleased to dedicate this species to Dr. Jon Martin, University of Melbourne, who has contributed significantly to our knowledge of *Chironomus* systematics.

Chironomus rincon, spec. nov.

Holotype male. Colouration: Head and thorax yellowish; antennal flagellum black; antennal pedicels yellowish brown. Thoracic vittae yellowish brown except for a blackish spot at the posterior end of the lateral vittae. Postnotum blackish. Legs mostly pale yellowish-brown; foreleg marked with blackish-brown as in Fig. 127; middle and hind legs similarly marked except that the fascia at the base of PII and III tibia

is scarcely longer than the tibial width. Abdomen yellowish with blackish-brown markings as in Fig. 128. Genitalia mostly blackish.

Head. Antennal ratio 2.96. Palpal proportions 55:312:296:335 µm. Frontal tubercle about 3 times as long as wide; length 46 µm. Clypeus narrower than the width of the antennal pedicel; with 26 setae. Temporal setae 26.

Thorax. Antepronotum obscured. Mesoscutal tubercle not evident. Setae: Dorsocentrals 17, partially in 2 rows; acrostichals 9, in 2 rows; prealars 6; supra-alars 1; scutellars 33.

Wing. Membrane with microtrichia visible at 125 ×. Anterior wing veins slightly darker than posterior ones; r-m crossvein weakly darkened. Wing length 3.74 mm. Venarum ratio 1.01. Squama with 18 marginal setae. R with 42 setae. R_1 with 44 setae. R_{4+5} with 51 setae.

Legs. Sensilla chaetica of PII 9, PIII 11. Leg ratios: PI 1.72; PII 0.62; PIII 0.75; PI BR <3.0.

Abdomen. Genitalia, Fig. 129. Ninth tergum with 9 setae. Anal point distorted in mounting but clearly almost parallel-sided and broad at base. Gc/Gs ratio 0.84. Superior volsella very short, almost straight. Inferior volsella short, weakly capitate, with 29 setae.

Diagnosis. This species closely resembles *Chironomus jonmartini*, spec. nov., but can be separated by having a slightly different colour pattern and striking different superior volsellae on the genitalia.

Material examined. Holotype: ♂, **Rincon**, no. SW2h (on same slide with 2♂ paratypes, *Chironomus wuelkeri*, spec. nov.), 2.II.81.

Cladopelma forcipis (Rempel), comb. nov.

Chironomus (Cryptochironomus) forcipis Rempel, 1939: 211; male.

Chironomus (Cryptochironomus) boydi Beck, 1962: 91, male, **syn. nov.**.

Harnischia boydi (Beck); Beck & Beck 1969: 300, generic position; male, immature stages.

Cryptocladopelma boydi (Beck); Lichtenberg 1979: 541, male, distribution, ecology, possible synonym [name corrected to *Cladopelma boydi* in addendum].

Cladopelma boydi (Beck); Palomäki 1987: 46, distribution.

This species can be readily recognized by its distinctive genitalia (Rempel 1939, Fig. 4; Beck 1962, Fig. 5; Beck & Beck 1969, Fig. 13; Lichtenberg 1979, Figs. 1-3). Known distribution is southern U.S.A., Mexico, Guatemala, Columbia, Brazil. The synonymy of *C. boydi* with *C. forcipis* suggested by Beck & Beck (1969) and Lichtenberg (1979) is accepted here based on descriptions given. Antennal and leg ratios, and, above all, the distinctive genitalia are considered to be diagnostic. The legs of Guatemalan specimens are darker than those described by Rempel (1939). The types of *C. forcipis* are lost.

Material examined. 4♂♂, **Atitlan**, sweep net, 4♂♂, 21.-22.III.81.

Cryptochironomus spec.

This species appears to be a member of the *fulvus*-group. In the absence of associated adults, it is not described further.

Material examined. **Medio Monte** no. IV-35, 1 larva, cattle watering trough, 28.I.81 [on same slide with larvae of *Dicrotendipes californicus*, *Chironomus* spec., *Tanytarsus* spec.].

Dicrotendipes californicus (Johannsen)

Chironomus californicus Johannsen, 1905: 217; adult.

Tendipes (Limnochironomus) californicus (Johannsen); Townes 1945: 105, adults, generic position, distribution.

Dicrotendipes californicus (Johannsen); Epler 1987a: 34, male, larva, pupa, revision, distribution, synonymy; 1988a: 61, distribution.

The larval, pupal, and adult stages agree closely with Epler's description (1987a), differing only slightly in some particulars, mostly extensions of ranges for mensurable and meristic features. These are as follows (Epler's range values in parenthesis): Male: Antennal ratio 2.76 (2.29-2.67); clypeal setae 15 (16-30); dorsocentral setae 17 (23-39); prealar setae 5 (6-10); scutellar setae 19 (6-16); venarum ratio 1.05 (0.91-0.99) Epler apparently reversed the venarum ratio because he states "F-Cu below or slightly distal to R-M"; this would give a ratio of 1.0-1.1. The venarum ratio of 1.05 in Guatemala specimens is thus within the range. Leg ratios: PI 1.77 (1.48-1.65); PII 0.56 (0.47-0.53); tergum IX setae ("dorsal basal setae" of Epler) 9 (3-7).

Female. Colouration: Very similar to the male but with leg fasciae somewhat broader. Flagellomere 1 with 2 transverse dark fasciae, flagellomeres 2-4 with a single median dark fascia, and apical flagellomere entirely dark. One feature not mentioned in previous descriptions is the darkened longitudinal veins beyond the r-m crossvein; these, together with the faint clouds on the membrane, makes the apical half of the wing appear to have a faint infuscation.

Head. Antenna with 5 flagellomeres; proportions 133:84:93:102:161 µm. Palpal proportions 62:186:186 :288 µm. Length of frontal tubercles 12 µm. Dorsal extension of eye long and parallel-sided, 6 facets wide near apex. Ocular ratio 0.12. Clypeus with 40 setae. Temporal setae 33, in a single row behind the eyes, becoming doubled behind the dorsal extension and forming a clump of 5-6 setae just medial to the dorsal apex of the extension.

Thorax. Setae: Dorsocentrals 35, in a partially doubled row; anteriorly the row includes a loose clump of 8 humerals; acrostichals 16, in 2 rows; prealars 6; supra-alar 1; scutellars 26, scattered.

Wing. Membrane with microtrichia visible at 125 ×. Venarum ratio 1.11. Wing length 2.68 mm. Squama with 31 marginal setae, in a partially doubled series. R with 19 setae; R_1 with 17 setae. R_{4+5} with 38 setae.

Legs. Foretibia with a low rounded scale as in other members of the genus. Middle and hind tibial combs contiguous, each pair of combs with 2 spurs subequal in length. Sensilla chaetica of PII 90 in 2 series, extending the length of Ta_1. Leg ratios: PI 1.82; PII 0.63; PIII 0.74.

Abdomen. Genitalia, Fig. 130.

The females of this genus have not been adequately described; however, colour features, size, ratios, etc. allow association with males.

Material examined. **Atitlan**, no. IV-23, 1♀, no. IV-21 [SW 7a], 1♂, no. IV-22 [SW 7c], 1♂, 22-II-81; **Medio Monte**, no. IV-35, 2 larvae, cattle watering trough,[on same slide as larvae of *Cryptochironomus* spec., *Chironomus* spec., *Tanytarsus* spec.], no. IV-61 [208 L], 4 larvae, 1 pupal exuviae, (1 larva of *Tanytarsus* spec. on same slide). no. IV-98, 6 pupal exuviae, (on same slide as 1 pupal exuviae *Chironomus*; 8 pupae, pupal exuviae *Tanytarsus* spec.) no. IV-97, 4 pupae, pupal exuviae [on same slide as 9 pupal exuviae *Tanytarsus* spec., 1 pupal exuviae *Polypedilum* spec.], no. IV-96, 5 pupal exuviae, 1 larval exuviae, no. IV-45 [208 PL], 1 larval exuviae, 1 pupal exuviae, no. IV-51, 3 pupae, pupal exuviae, no. L3a, 1 pupal exuviae, no. IV-59, 1 pupal exuviae, no. IV-55, 1 pupal exuviae, 1♀, no. IV-92 [205f], 1♂, no. IV-95 [206b], 1♀, no. IV-92 [206c], 1♀, no. IV-93 [206a], 1♂, no. IV-91 [205e], 1♂, 28.I.-2.III.81.

Distribution. U.S.A., Mexico, Guatemala, Costa Rica, Panama, Chile, Peru, Columbia.

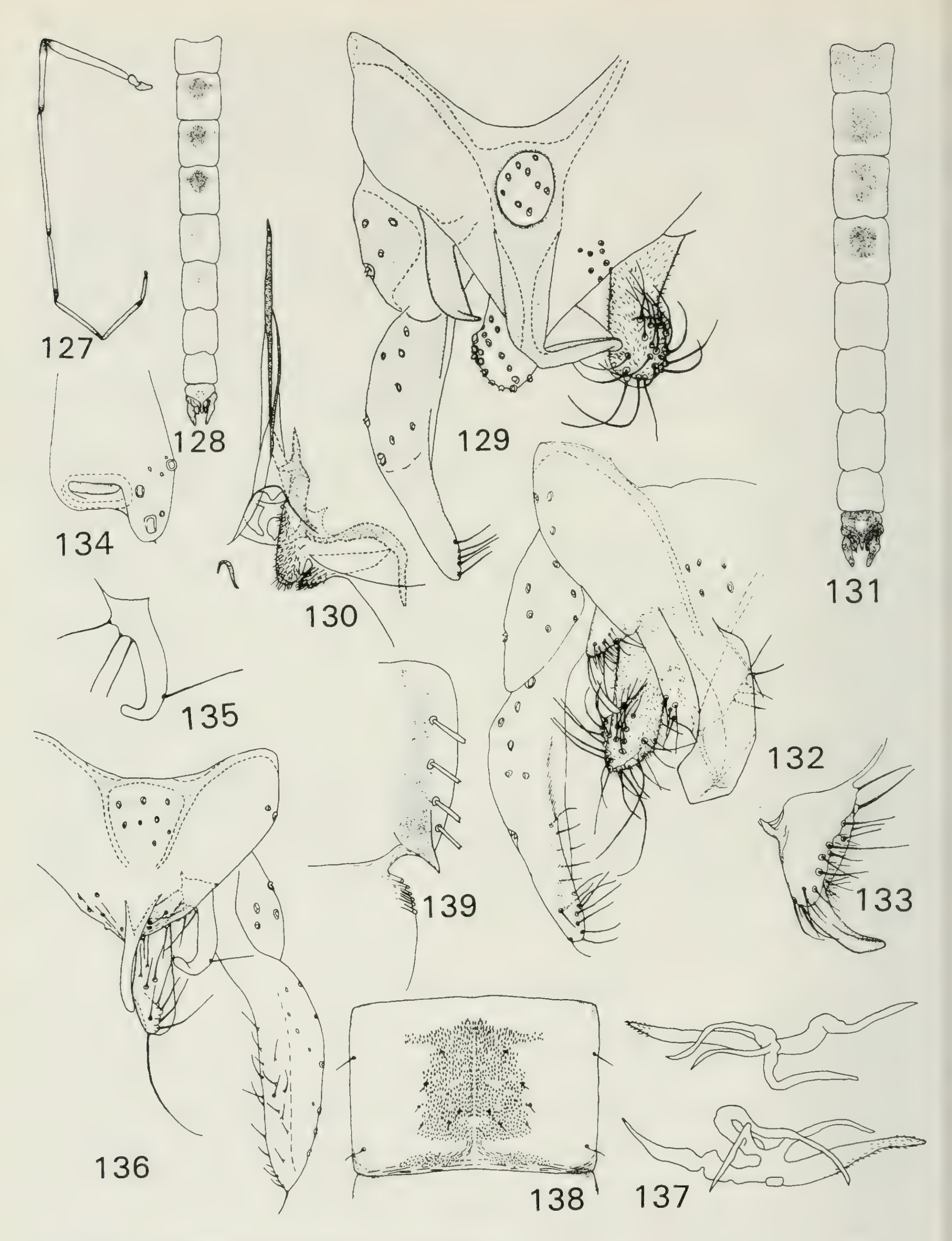
Dicrotendipes lucifer (Johannsen)

Chironomus lucifer Johannsen, 1907: 110; adult.
Dicrotendipes lucifer (Joh.); Epler 1987a: 62, review; synonymy; redescription of♂, pupa, and larva; distribution.

The distinctive features of the larva (Epler 1987a, Figs. 224-228) permit recognition of the species.

Material examined. **Atitlan,** no. IV-33, 1 larva, 21.II.81, (on same slide with 1 larva of *Pseudochironomus* spec.) was taken during this study.

Distribution. Canada, U.S.A., Guatemala.



Figs 127-129. *Chironomus rincon*, spec. nov. 127. Foreleg colouration, ♂. 128. Abdominal colour pattern of ♂. 129. Genitalia, ♂.

Fig. 130. *Dicrotendipes californicus*, (Joh.), genitalia, ♀.

Figs 131-133. *Einfeldia atitlanensis*, spec. nov. 131. Abdominal colour pattern of ♂. 132. Genitalia, holotype ♂.

Dicrotendipes sinoposus Epler

Dicrotendipes sinoposus Epler, 1987b: 152, ♂; 1988a: 64, distribution.

We have not encountered this species in Guatemala but it should occur here.

Distribution. Mexico, Dominica, Columbia, Brazil (Epler 1988a).

Einfeldia atitlanensis, spec. nov.

Holotype male. Colouration: Antennae, palpi, preepisternum, postnotum, leg and abdominal markings blackish-brown; thoracic vittae paler brown; abdomen marked as in Fig. 131; base of foretibia with a narrow blackish-brown fascia, as are the narrow apices of Ta_{1-3}; Ta_{4-5} dark on all legs.

Head. Antenna with 11 flagellomeres. Antennal ratio 2.83. Palpal proportions 47:171:190:275 µm, with 5 sensilla clavata at the surface, not embedded in a pit. Frontal tubercle length 47 µm. Dorsal extension of eye long, broad and parallel-sided. Clypeus narrower than the antennal pedicel; with 27 setae. Temporal setae 23, mostly in a single row.

Thorax. Antepronotum crumpled so that precise shape cannot be determined. Setae: Dorsocentrals 8, in single row; acrostichals 16, mostly in a double row; prealars 4; supra-alars lacking; scutellars 13, coarse, in a straight posterior row, with 14 anterior, smaller, strewn setae.

Wing. Without conspicuous markings but with anterior wing veins slightly darker that the posterior; r-m narrowly infuscate. Membrane with microtrichia visible at 125 ×. R_{4+5} ends very slightly proximal to M_{1+2} at 0.93 of the distance between the apex of M_{3+4} and M_{1+2}. R_{2+3} ends at 0.22 of the distance between the apex of R_1 and R_{4+5}. Anal ends at 0.48 of the distance between f-Cu and the apex of Cu_1. Anal lobe projecting. Venarum ratio 1.04. Wing length 2.85 mm. Squama with 21 marginal setae. R with 2 setae; R_1 with 30 setae; R_{4+5} with 29 setae.

Legs. Foretibial apex with a low rounded scale. Middle and hind tibial combs contiguous; each leg with 2 spurs which are subequal in length. Sensilla chaetica of PIII 4. Pulvilli about half as long as the claws. Leg ratios: PI 1.72; PII 0.63; PIII 0.76; PI BR <0.3.

Abdomen. Genitalia, Fig. 132. Anal point crumpled in slide mounting but breadth apparently not distorted. Gc/Gs ratio 0.59. Superior volsella, Fig. 133.

Diagnosis. *Einfeldia atitlanensis* resembles the Holarctic *Einfeldia paganus* (Mg.) (Townes 1945, Fig. 129) in having a broad anal point. However, in this species the superior volsella is shaped differently and the gonostylus is of moderate width and evenly tapered to the apex. Also, *E. paganus* is a paler species with a lower PI leg ratio (1.4-1.5).

Allotype female. Colouration: Antenna pale brown except for apical flagellomere which is blackish. Head and body similar to the male except the r-m crossvein is more heavily infuscate and the abdominal terga are more darkly marked with the blackish saddle-shaped markings distinct on II-VI; VII-IX and cerci darkened; sternum VIII blackened.

Head. Antennal proportions 187:125:140:133:187 µm; palpal proportions 78:234:281:351 µm. Frontal tubercle length 62 µm. Dorsal extension of eye broad and weakly tapered apically with 7 facets across the middle and 3-4 facets in the terminal row. Clypeus with 36 setae. Temporal setae 24, in a partially double row at the medial apex of the series.

Thorax. Antepronotum narrowed, then widened near the dorsal apex; with a broad median notch. Setae: Dorsocentrals 22, in a partially doubled row; acrostichals 16; prealars 7; supra-alar 1; scutellars 17, in a posterior transverse series and with 23 anterior setae in a more irregular pattern.

---

133. Superior volsella, holotype ♂.

Figs 134-139. *Endotribelos albatum*, spec. nov. 134. Foretibial spine, ♂. 135. Superior volsella, ♂. 136. Genitalia, holotype ♂. 137. Thoracic horn; left, above; right, below, pupa. 138. Chaetotaxy of abdominal tergum III, pupa. 139. Posterolateral spur of segment VIII, pupa.

Wing. Membrane with microtrichia visible at 125 ×. Venarum ratio 1.08. Wing length 3.46 mm. Squama with 32 setae. R with 22 setae. R_1 with 33 setae. R_{4+5} with 51 setae.

Legs. Tibial spurs as in the male. Sensilla chaetica of PII 66, PIII 63, occupying most of the length of Ta_1. Leg ratios: PI 1.84; PII 0.58; PIII 0.74.

Abdomen. Genitalia distorted in mounting.

Material examined. Holotype: ♂, **Atitlan**, sweeping, 21.II.81. - Allotype: ♀, collected with the holotype. - Paratype: 1♀ mounted on the same slide (bottom) with the allotype female (top).

Genus *Endotribelos* Grodhaus, emended

Endotribelos Grodhaus, 1987: 237; type-species, *Tendipes hesperius* Sublette, by original designation.

Adult. As described by Grodhaus (1987) but with the following changes: 1. Middle tibia with a single spur on the posterior comb or both combs spurred. 2. r-m and apex of M just proximal to r-m with or without setae (male) or always present (female).

Pupa. The following changes are noted: 1. Intersegmental membranes III/IV and IV/V with a continuous or interrupted series of shagreen.

Larva. These modifications are needed: Mandible with 4 dark, almost even inner teeth or with 3 teeth separated by a gap from a dark knob (Grodhaus 1987, Figs. 238, 239); mola with or without serrations. Mentum with 15 (Grodhaus 1987, Fig. 240-242) or 16 teeth.

Endotribelos albatum, spec. nov.

Holotype male. Colouration: Head infuscate yellow, antennae and fourth palpomere blackish. Thorax ground colour yellowish-white with lateral half of antepronotum, postnotum, spots on pleura, anterior part of preepisternum, and halteres blackish. Forelegs dark brown, middle and hind legs yellowish-brown. Abdomen black with narrow apex of tergum VII slightly paler; genitalia black.

Head. Antennal ratio 1.38 (1.28, 1.40; 2). Palpal proportions 78:148:101:133 µm. Dorsal extension of eye long and parallel-sided, 6 facets wide near apex. Clypeus with 10 (11; 2) setae. Temporal setae 13 (12, 15; 2), in a single row.

Thorax. Setae: Dorsocentrals 11 (14, 16; 2) in a single row; acrostichals 16 (15, 17; 2) in 2 rows; prealars 4 (4; 2); scutellars 12 (10, 12; 2), coarse, in a posterior row and 4 (6, 9; 2) anterior, fine, slightly scattered setae.

Wing. Membrane with microtrichia visible at 125 ×. R_{4+5} ends slightly proximal to M_{1+2}. Wing length 1.73 mm (1.54, 1.59; 2). Venarum ratio 1.22 (1.19, 1.24; 2). Squama with 6 (6, 8; 2) setae. R with 19 (23; 2) setae. R_1 with 16 (20, 24; 2) setae. R_{4+5} with 30 (33, 38; 2). M with 0-1 (0; 2) setae.

Legs. PI with a minute spine at the apex of the Ti scale, Fig. 134; PII and PIII combs slightly separated, PII with one spur; PIII with two spurs of greatly unequal length. Sensilla chaetica of PII 2 (2; 2). Leg ratios: PI 1.30 (1.16, 1.27; 2); PII 0.57 (0.59, 0.60; 2); PIII 0.74 (0.78, 0.83; 2).

Abdomen. Superior volsella, Fig. 135. Genitalia, Fig. 136. Ninth tergum with 9 (5, 14; 2) setae. Gc/Gs ratio 0.78 (0.71, 0.92; 2).

Diagnosis. The colouration of this species is striking and unique. Field notes by M. Sasa listed this species as "seshiro" ("white back") because of the strongly contrasting whitish scutum against the blackish abdomen.

The genitalia are similar to other members of the genus but wing setation is generally much sparser. The male typically lacks setae (0/1 on one paratype) on M while the female has sparse setae at the apex of M. The only other adequately studied species, *Endotribelos hesperium* (Sublette) typically has several setae on M in both male and female (Grodhaus 1987).

Allotype female. Colouration similar to the male.

Head. Antenna with 5 flagellomeres; proportions 117:86:101:94:172 µm. Palpal proportions 55:140:109

:187 µm. Dorsal extension of eye long and parallel-sided, 6 facets wide near apex. Clypeus with 16 setae. Temporal setae 15, mostly in one row.

Thorax. Setae: Dorsocentrals 20, mostly in one row; acrostichals 20, in 2 rows; prealars 4; scutellars 11, coarse, in a posterior series and 10 finer, in an anterior series.

Wing. Membrane with microtrichia visible at 125 ×. Wing length 1.88 mm. Venarum ratio 1.27. Squama with 10 marginal setae. R with 23 setae. R_1 with 27 setae. R_{4+5} with 58 setae. M with 3 setae; r-m with 1 seta.

Foretibia with a longer spine than male (cf. Fig. 133). Middle and hind tibial combs slightly separated, middle tibial combs with one spur; hind tibial combs with 2 spurs of unequal length, the longer 2 times the length of the shorter one. Sensilla chaetica of PII 7, lacking the pronounced hooked tips; PIII lacking. Leg ratios: PI 1.36; PII 0.63; PIII 0.82.

Abdomen. The genitalia slides which were mounted in a lateral position are considerably flattened. No significant differences could be noted in genitalic features between the female of this species and *Endotribelos grodhausi*, spec. nov. However, the colour patterns of the two are distinctively different.

Pupa. Thoracic horns, Fig. 137, drawn from temporary slide mount by M. Sasa; cephalothorax subsequently lost. Abdomen length 3.51 mm. Abdominal colouration as in *E. grodhausi* but suffused brown of terga less intense.

Shagreen pattern, Fig. 138, virtually indistinguishable from *E. grodhausi* except that the basal and apical shagreen patches of IV and V are weakly contiguous while in *E. grodhausi* they are mostly separate.

Posterolateral spur virtually indistinguishable from that of *E. grodhausi*, Fig. 139. Swim fin with 30 fringe setae.

Material examined. Holotype: ♂, **Medio Monte**, cattle watering trough, no. 301g, 25.II.81. - Allotype: ♀, **Barretal**, waterfall in small stream, no. 3305h, 25.II.81. - Paratypes: no. 305f, 1♂, pupal exuviae, no. 305a, 1♂, collected with the allotype, 25.II.81.

Endotribelos grodhausi, spec. nov.

Holotype male. Colouration: Head yellowish, infuscate posteriorly, antennae and distal 2 palpomeres blackish. Thorax yellowish with blackish markings as follows: preepisternum, pleura, postnotum, and a narrow dark stripe down the midline of the scutum which expands posteriorly covering the prescutal area. Legs yellowish with the fore coxae and foretarsi blackish; abdomen largely blackish with terga II-VIII each with a narrow apical paler fascia. Genitalia largely dark.

Head. Antennal ratio 1.60 (1.69-1.95; 3). Palpal proportions 56:223:124:158 µm (paratype). Dorsal extension of eye long and parallel-sided, 6 facets wide for most of the length of the extension. Clypeal setae 27 (30-42; 3). Temporal setae 18 (14-15); 3).

Thorax. Setae: Dorsocentrals 30 (27-37; 3), mostly in a single, staggered row, posteriorly may form a clump of 3-4; acrostichals 28 (24-29; 3), in 2 rows; prealars 6 (6-7; 3); supra-alars lacking; scutellars 15 (14-16; 3), coarse, in a straight posterior row and with 12 (10-17; 3) much finer setae on the anterior face.

Wing. Membrane with very fine microtrichia visible at 312 ×. Wing length 1.99 mm (2.04-2.44 mm; 3). Venarum ratio 1.14 (1.14-1.15; 3). Squama with 10 (9-14; 3) marginal setae. R setae 32 (31-38; 3). R_1 setae 28 (28-40; 3); R_{4+5} setae 40 (46-55; 3).

Legs. PI with a low spine, Fig. 140; PII and PIII combs slightly separated, each leg with the shorter spur about 0.6 the length of the longer. Sensilla chaetica of PII 6(4-9; 4), PIII lacking. Leg ratios: PI 1.19 (1.02-1.33; 4); PII 0.60 (0.55-0.59; 3); PIII 0.86 (0.80-0.85; 3). Foretibial beard lacking.

Abdomen. Genitalia, Fig. 141. Anal point, lateral view, Fig. 142; anal point (paratype ♂), Fig. 143. Ninth tergum with 18 (17-19; 3) setae. Gc/Gs ratio 0.76 (0.82-0.84; 3).

Diagnosis. This species is very near *Endotribelos hesperium* (Sublette) but has a strikingly different thoracic colouration, lacks setae on vein M (sparse setae on M in female), has typically a strongly spatulate anal point, and has 2 spurs on the middle tibial combs, while *E. hesperium* has only one.

Allotype female. Colouration: General pattern similar to the male but darker and with dark markings more extensive. In addition to the median dark stripe of the mesothorax, the lateral vittae are also brown. Legs brownish.

Head. Antennal proportions 179:125:125:94:179 µm; all flagellomeres flask-shaped except the terminal one which is fusiform; basal flagellomere with indication of suture near middle, similar to *E. hesperium* (Grodhaus 1987, Fig. 5). Palpal proportions 70:195:117:187 µm. Dorsal extension of eye short and broad, almost parallel-sided. Clypeus with 37 setae. Temporal setae 22, in a staggered single row of large and some smaller setae.

Thorax. Setae: Dorsocentrals 42, mostly in 2 rows; acrostichals 27, in 2 rows; prealars 8; supra-alars lacking; scutellars 15, coarse, in a straight posterior row and with 15 fine, irregularly arranged setae on the anterior face.

Wing. Membrane with microtrichia visible at 125 ×. Wing length 2.37 mm. Venarum ratio 1.19. Squama with 17 marginal setae. M with 3 setae; r-m crossvein with 3 setae; R with 35 setae; R_1 with 44 setae; R_{4+5} with 68 setae.

Leg. Foretibial apex similar to that of the male (cf. Fig. 140). Middle and hind tibial combs and spurs as in the male. Sensilla chaetica of PII 33; proximally in a single row becoming 2 rows distally; PIII lacking. Leg ratios: PI 1.33; PII 0.58; PIII 0.79.

Abdomen. Genitalia not distinguishable from that of *E. hesperium* (Grodhaus 1987, Figs. 81, 82, 83), except that the "group of prominent microsetae between ventrolateral and dorsomesal lobes" is lacking.

Pupa. Cephalothorax blackish; abdomen weakly infuscate; lateral junctions of intersegmental membranes blackish on I/II, II/III, III/IV, and IV/V; lateral margins of terga V-VIII with a black longitudinal stripe which becomes progressively broader posteriorly. Total length 4.38-5.52 mm (3).

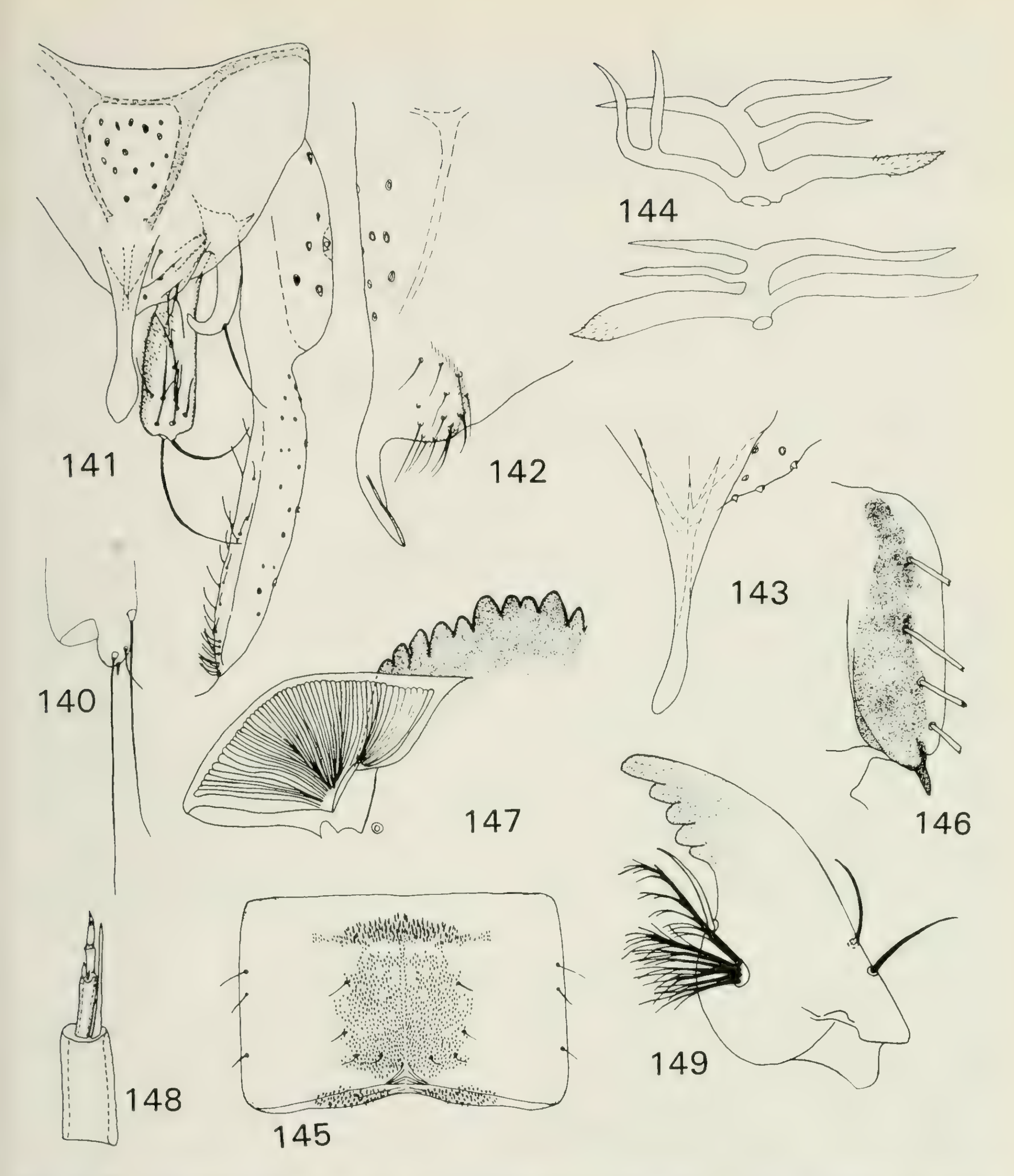
Pupal thoracic horns similar to *E. hesperium* (Grodhaus 1987, Fig. 35) but with fewer branches, Fig. 144. Cephalic tubercles with heavy setae at the base of which are numerous denticles, as in *E. hesperium* (Grodhaus 1987, Fig. 93).

Tergum II with 44-53 (3) weak recurved hooks. Terga II-VI with a basal transverse shagreen band and a central, roughly round finer shagreen patch, Fig. 145; on terga II-III the two bands are contiguous, while on IV-VI the two bands are weakly separated. Tergum VII with 2 small circular patches of weak shagreen near the base of the tergum. Pedes spurii B on I and II; pedes spurii A on IV. Tergum V-VII with flattened lateral setae, 3 on V-VI and 4 on VII-VIII. Intersegmental membrane III/IV and IV/V with coarse shagreen which is interrupted in the middle on each, thus forming 2 patches on each intersegmental membrane. Posterolateral spur of VIII, Fig. 146, almost always with a single spine; however, in one specimen a second, very small outer spur was observed. Swim fin with 37-59 (3) flattened setae.

Larva. Head capsule yellowish with the mandibular tips, teeth of mentum and occipital ring blackish. Ventral head length 239-263 µm (3). Dorsal head sclerites very similar to *E. hesperium* (Grodhaus 1987, Fig. 138) except that the sclerites are devoid of reticulations and S1 is more anterior, at the point of abrupt curvature. The mentum, Fig. 147, is very similar to several species of *Tribelos* as are the ventromental plates which have about 47 major striae. Antenna with 5 segments, Fig. 148. Mandible, Fig. 149 similar to *Tribelos* except that the seta subdentalis is longer as in *E. hesperium* (Grodhaus 1987, Fig. 239) and medial denticles on the mola are lacking. Premandible with 2 subequal terminal teeth and one very weak subterminal tooth. Seta premandibularis simple as in *Tribelos*. Pecten epipharyngis as in *E. hesperium* (Grodhaus 1987, Fig. 193). Labral sensillum SI fully pectinate; SII very weakly pectinate at the tip. Basal segment of maxillary palpus 36 × 20 µm; two medial LCh subequal in length. Preanal papillae with 7-8 long apical setae and 2 short preapical. Posterior parapods each with 14-15 yellowish claws.

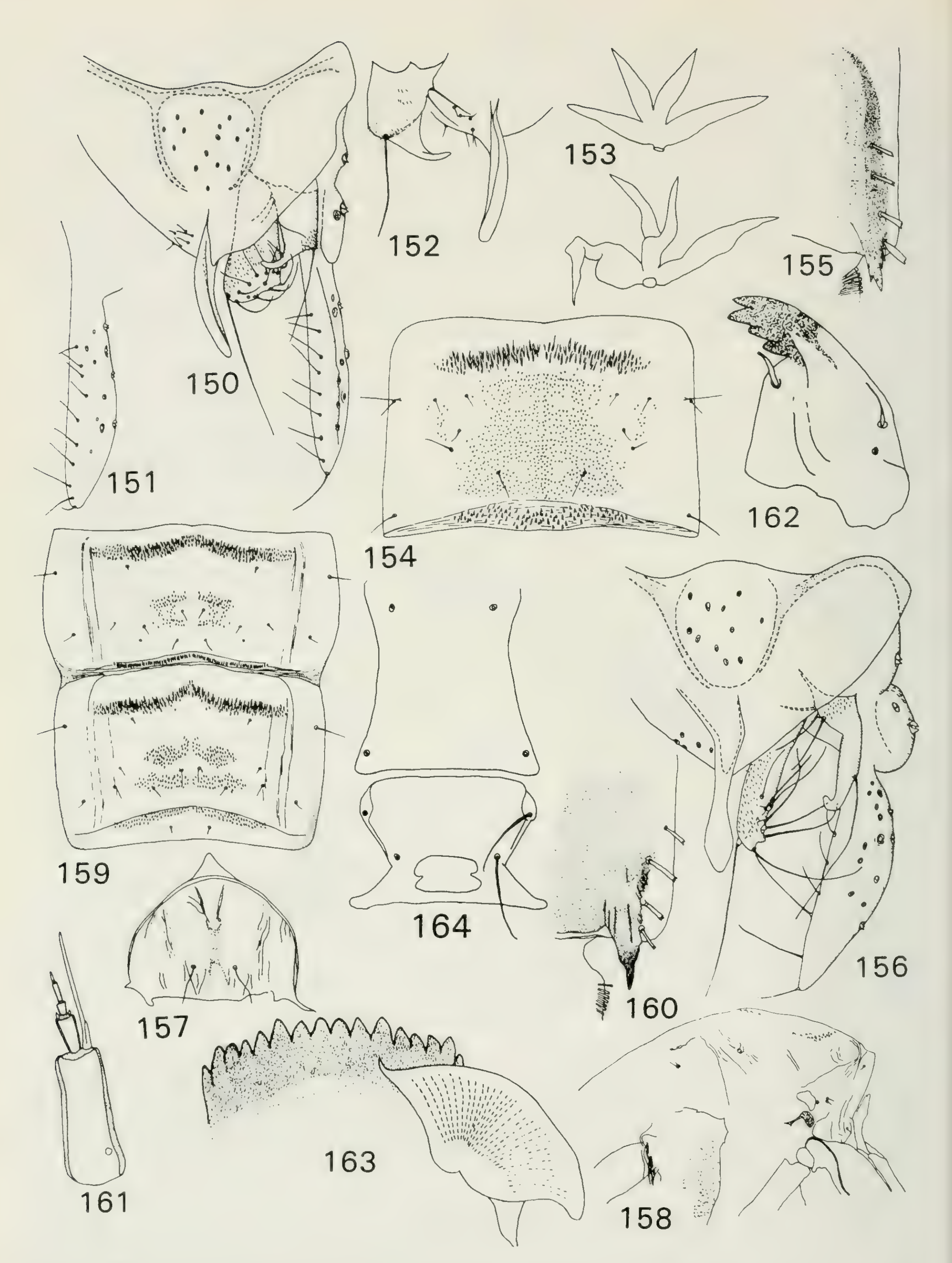
The pupa of *E. grodhausi* is very similar to that of *E. hesperium* with the differences of such a minor magnitude that generic status is not questioned. It is also very near *Endotribelos albulum*, spec. nov. differing in having a higher number of swim fin setae.

The larva is most dissimilar of all life history stages in that the previously known species, *E. hesperium*, has an odd numbered series of teeth in the mentum and a peculiar mandibular structure while the species described here, *E. grodhausi*, spec. nov., is similar to various members of the *Phaenopsectra-Tribelos-Endochironomus* series, which typically have an even number of mentum teeth. The head sclerites in *Endotribelos* are most similar to those of *Tribelos* while the 4 inner mandibular teeth are similar to *Sergentia*. In light of the larval types exhibited by various members of this series of genera the variation exhibited by *E. grodhausi*, spec. nov. are not considered sufficient to erect a new supraspecific taxon.



Figs 140-149. *Endotribelos grodhausi*, spec. nov. 140. Foretibial apex showing spine, ♂. 141. Genitalia, ♂. 142. Anal point, lateral view, ♂. 143. Anal point, paratype ♂. 144. Thoracic horns, pupa. 145. Shagreen of tergum IV, together with intersegmental membrane, pupa. 146. Posterolateral spur of segment VIII, pupa. 147. Mentum and ventromental plate, larva. 148. Antenna, larva. 149. Mandible, larva.

Material examined. Holotype: ♂, **Rincon**, small waterfall, no. 209a [31],l 25.II.81. - Allotype: ♀ and pupal exuviae, collected with the holotype, no. 311b [44], 25.II.81. - Paratypes: **Barretal**, no. 228f [40], 1 pupal ♂ (also includes 1 larval exuviae, *Cricotopus lavaderos*, spec. nov.) no. 216 [41], 1♂, 1 pupal exuviae, no. 223 [42], 1♂, 1 pupal exuviae, no. 219 [32], 1♂, no. 318b [45], 2 pupal ♀♀, 1 larval exuviae, no. 224f [46], 1♀, 1 pupal exuviae,



Figs 150-155. *Polypedilum (P.) microzoster*, spec. nov. 150. Genitalia, ♂. 151. Gonostylus, paratype ♂. 152. Anal point and superior volsella, paratype ♂. 153. Thoracic horns, pupa. 154. Shagreen of tergum IV, pupa. 155. Posterolateral spur of VIII, pupa.

no. 312c [47], 1 ♀, 1 pupal exuviae, no. 310e [48], 1 ♂, 1 pupal exuviae, no. 309e [49], 1 pupal exuviae, 2.II.-18.III.81; **Rincon**, small waterfall, no. 223b [33], 1 ♂, no. 309b [34], 1 ♂, no. 310d [35], 1 ♂, 1 pupal exuviae, 1 larval exuviae, no. 316c [36], 1 ♂, 1 pupal exuviae, no. 311c [37], 1 ♂, 1 pupal exuviae, no. 318d [38], 2 pupal ♂ ♂, 2 larval exuviae, no. 310 [39], 1 ♂, 1 pupal exuviae, no. 310b [50], 1 ♂, 1 pupal exuviae, no. 313e [51], 1 ♂, no. 223d [52], 1 ♀, no. 315a [53], 1 ♂, 1 pupal exuviae, no. 305j [54], 1 ♀, no. 312b [55], 2 pupal ♀ ♀, 2 larval exuviae, no. 309c [56], 1 ♀, no. 312e [57], no. 305k [58], 1 pupal exuviae, no. 220a [59], 1 ♂, 1 pupal exuviae, no. 316r [60], 1 pupal ♂ (on same slide with 1 pupal ♀, 1 larval exuviae, *Polypedilum corniger*, spec. nov.), no. 315c, 1 ♂, no. 313d, 1 ♂, no. 315d, 1 pupal exuviae (on same slide with 1 pupal exuviae *Polypedilum* spec.), 2.II.-18.III.81.

This species is dedicated to the late Gail Grodhaus, California Department of Public Health, who contributed much to the knowledge of this and related genera of Chironomini.

Polypedilum (Polypedilum) microzoster, spec. nov.

Holotype male. Colouration: Pale yellowish-brown, postnotum blackish-brown. Halteres pale. Legs yellowish, becoming brownish on the tarsal apices. Abdomen pale with very narrow black transverse fasciae at the bases of terga II-VI; genitalia brownish.

Head. Antennal ratio 1.65 (1.34-1.52; 11). Palpal proportions 46:139:136:205 µm. Clypeal setae 17 (14-17; 3). Temporal setae 15 (12-15; 3), mostly in a single row but forming a clump of 2-4 setae medial to the dorsal apex of the eye.

Thorax. Antepronotum evanescent dorsally. Setae: Dorsocentrals 17 (14-17; 3), mostly in a single row; acrostichals 20 (15-18; 3) in 2 rows; prealars 5 (4-5; 3); supra-alars lacking; scutellars 9 (10-13; 3), coarse, in a staggered posterior row and with an anterior staggered row of 8 (4-8; 3) finer setae.

Wing. Membrane without markings, with microtrichia visible at 125 ×. R_{4+5} ends slightly proximal to M_{1+2}. Wing length 1.82 mm (1.71-1.82; 3). Venarum ratio 1.24 (1.22-1.26; 3). Squama with 11 (8-9; 3) setae. R with 15 (14-19; 3) setae. R_1 with 16 (14-21; 3) setae. R_{4+5} with 25 (26-28; 3) setae.

Legs. Foretibia with a projecting rounded scale which lacks an apical spine. Middle and hind tibial combs similar to other members of *Polypedilum* (s.s.). Sensilla chaetica of PII and PIII lacking. Leg ratios: PI 1.74 (1.68-1.76; 3); PII 0.63 (0.61-0.69; 3); PIII 0.76 (0.78-0.81; 3).

Abdomen. Genitalia, Fig. 150. Gonostylus (paratype ♂), Fig. 151; anal point and superior volsella (paratype ♂), Fig. 152. Ninth tergum with 12 (8-13) setae. Gc/Gs ratio 0.85 (0.73-0.87; 3).

Diagnosis. The pale abdomen with very narrow, basal dark fasciae, the weakly spatulate anal point arising from a narrow base together with the boot-shaped superior appendage are distinctive among described Panamerican *Polypedilum*.

Allotype female. Colouration. Similar to the male; terminal flagellomere black.

Head. Antennal proportions 144:84:92:68:144 µm; flagellomeres 1-3 flask-shaped, fourth flagellomere weakly so; terminal flagellomere subfusiform, with 5 subterminal setae. Palpal proportions 37:139:158:149 µm. Dorsal extension of eye short and broad. Clypeal setae 21. Temporal setae 12, in a single row.

Thorax. Setae: Dorsocentrals 25, mostly in a single slightly staggered row, anteriorly the row expands into a clump of 8 humerals; acrostichals 18; prealars 6; supra-alars lacking; scutellars 12, coarse, in a posterior straight transverse row and anteriorly with 10, small setae, in a straight transverse row.

Wing. Wing length 1.99 mm. Venarum ratio 1.27. Squama with 10 marginal setae. R with 15 setae. R_1 with 18 setae. R_{4+5} with 38 setae.

Leg. Foretibia with a low rounded scale which lacks an apical spine. Middle and hind tibial combs similar to the male. Sensilla chaetica apparently lacking on PII and PIII. Leg ratios: PI 1.84; PII 0.64; PIII 0.77.

Abdomen. Obscured in mounting.

Figs 156-164. *Polypedilum (P.) corniger*, spec. nov. 156. Genitalia, holotype ♂. 157. Frontal apotome, pupa. 158. Cephalothorax, lateral view, pupa. 159. Terga II, III, pupa. 160. Posterolateral spur of tergum VIII, pupa. 161. Antenna, larva. 162. Mandible, larva. 163. Mentum and ventromental plate, larva. 164. Dorsal sclerites of head, larva.

Pupa. Total length 3.5-3.86 mm. Cephalothorax blackish, abdomen pale, becoming darker posteriorly; lateral margin of terga V-VIII blackish, the stripe narrow on V but becoming progressively broader posteriorly, terminating at the posterolateral spur of VIII. Thoracic horn, Fig. 153.

Bands of hooks at the apex of II narrow with 23-26 rather coarse hooks. Terga II-VI with a basal transverse band of spinulae, that of II with much finer spinulae than III-VI; shagreen of II-VI narrow immediately behind the spinulae row then becoming broader posteriorly, Fig. 154. Intersegmental membrane of IV-V with coarse shagreen, lacking on other intersegmental membranes.

Posterolateral spur of VIII, Fig. 155, dark brown, usually with a single coarse apical spine and 2-3 weak side spines. Lateral margin of V and VI with 3 lateral, flattened setae, VII and VIII with 4.

Swim fin with 64-80 marginal setae in a partially doubled row.

Material examined. Holotype: ♂, **Rincon**, no. 313c, 13.III.81. - Allotype: ♀, **Rincon**, no. 214c, 3.II.81. - Paratypes: **Medio Monte**, small waterfall, no. 204b, 1♂, no. 205c, 1♂, 28-I-81; **Rincon**, no. 315g, 1♂, no. 214b, 1♂, no. A31a, 1♂, no. 214, 1 pupal exuviae, 1♂ (second pupal exuviae on slide not associated.], no. 310a, 1 pupal exuviae, 1♂, no. 301a, 1♂; no. 301a, 1♂; no. 204c, 1♂, no. 204d, 1♂, no. 207c, 1 pupal exuviae, 1♂, no. 311h, 1♀, 28.I.-15.III.81.

Polypedilum (Polypedilum) corniger, spec. nov.

Holotype male. Colouration: Head and thorax largely dark brown to blackish-brown. Ground colour of scutum and scutellum paler brown. Abdomen fasciate with tergum I largely blackish and II-VIII with more than basal half of each blackish, the apices pale; genitalia black. Most of legs dark brown; narrow apex of all femora blackish, not strongly contrasting with remainder. Halteres black.

Head. Antennal ratio 1.11 (1.08-1.18; 3). Palpal proportions 55:109:148:242 µm. Dorsal extension of eye long and broad. Clypeal setae 24 (20-24; 3). Temporal setae 13 (14-17; 3), mostly in a single row expanded at the dorsal apex of the eye into a clump of 4-5 setae.

Thorax. Antepronotum narrowed dorsally. Setae: Dorsocentrals 22 (25-30; 3), in a partially doubled row; acrostichals 28 (20-22; 3); prealars 5 (5-8; 3); supra-alars lacking; scutellars 12 (12-14; 3), coarse, in a staggered posterior row and with 12 (9-15; 3), fine setae in an anterior irregular row.

Wing. Membrane with microtrichia visible at 125 ×; without conspicuous markings. R_{4+5} ends slightly proximal to M_{1+2}. R_{2+3} parallel with R_1 to the tip. Wing length 1.68 mm (1.54-1.63; 3). Venarum ratio 1.25 (1.21-1.24; 3). Squama with 14 (13-16; 3) setae. R with 19 (19-20; 3) setae; R_1 with 17 (12-17; 3) setae; R_{4+5} with 23 (16-22; 3) setae.

Legs. Foretibia with a low, broad spine. Middle and hind tibial combs similar to those of other members of the genus; unarmed hind tibial comb much broader than unarmed comb of middle leg. PI 1.60 (1.57-1.67; 3); PII 0.61 (0.60-0.62; 3); PIII 0.82 (0.80-0.83; 3).

Abdomen. Genitalia, Fig. 156. Ninth tergum with 11 (10-11; 3) setae.

Diagnosis. The dark thorax and haltere knob, the almost concolourous tibiae and tarsi and vittae abdomen separate this species from all Nearctic *Polypedilum* (s.s.) except *Polypedilum vibex* Townes. It can be separated from that species by having a much lower antennal ratio, R_{4+5} proximal to M_{1+2}, and a distinctly spatulate anal point.

Allotype female. Head: Antenna with 5 flagellomeres; proportions 139:96:93:62:158 µm; basal 3 flagellomeres flask-shaped; fourth and fifth elongate fusiform. Palpal proportions 40:108:124:161 µm. Dorsal extension of eye moderately long and almost parallel-sided. Clypeal setae 31. Temporal setae 15, mostly in a single row, becoming clumped near the midline of the head with 6 setae in the cluster.

Thorax. Antepronotum evanescent dorsally. Setae: Dorsocentrals 42, mostly in double row which is slightly expanded anteriorly; acrostichals 30, in 2 rows; prealars 6; scutellars 14, coarse, in a straight posterior row and with 14 smaller anterior setae in a staggered series.

Wing. Membrane with microtrichia visible at 125 ×; without markings. R_{4+5} ends almost directly over M_{1+2}. R_{2+3} parallel to R_1 to the tip. Wing length 1.68 mm. Venarum ratio 1.25. Squama with 14 marginal setae. R with 20 setae. R_1 with 21 setae. R_{4+5} with 21 setae.

Legs. Foretibia with an elongate spine. Middle and hind tibial combs similar to the male. Sensilla chaetica of PII and PIII lacking. Leg ratios: PI 1.54; PII 0.51; PIII 0.72.

Abdomen. Genitalia distorted in mounting.

Pupa. Total length 4.08-4.50 mm. Frontal apotome, Fig. 157 Cephalothorax, Fig. 158, blackish; abdomen dusky, becoming darker posteriorly so that segments 6-8 are blackish; lateral margin of intersegmental membranes I-II, II-III, and III-IV blackish so that when viewed on low magnification, three dark spots are conspicuous on either side of the exuviae; lateral margin VI-VIII with a black margin which terminates in the posterolateral spur of VIII. Terga II-VI with 3 more or less separate transverse bands of spinulae of which the basal band on each tergum is composed of much heavier spinulae, Fig. 159. Tergum II with 71-81 (3) posterior, weak hooks. Terga V, VI with 3 lateral flattened setae; terga VII, VIII with 4. Posterolateral spur, Fig. 160, with a single apical spine and 1-3 very weak side teeth. Swim fin with 37-42 marginal setae.

Larva. Ventral head length 203 µm. Head capsule yellow except for tips of mandible, mentum and occipital ring. Antenna, Fig. 161. Mandible, Fig. 162, with preapical tooth subequal to apical tooth; with two dark subapical teeth; seta subdentalis hooked at tip, reaching slightly beyond the base of the proximal subapical tooth; mola with 2-3 filiform spines; pecten mandibularis with 5 very weak sensilla trichoidea. Premandible with 3 teeth. Labral sensilla similar to other *Polypedilum* (s.s.): SI palmate; SII very weakly pectinate as are the chaetae. Mentum, Fig. 163; ventromental plates with 29 striae. Dorsal head sclerites, Fig. 164. Epipharyngeal apparatus obscured.

Posterior parapods with 12 yellowish claws. Anal setae 5.

Material examined. Holotype: ♂, **Rincon**, no. 206b, 28.I.81. - Allotype: ♀, larva, pupal exuviae, **Rincon**, no. 316a, 16.III.81. - Paratypes: **Medio Monte**, no. A46, 1♂, 28-I-81; **Rincon**, no. 301b, 1♀, no. 302c, 1♂, no. 310k, 1♂, no. 314b, 1♂, no. 306a, 1♂, pupal exuviae, no. 307a, 1♂, pupal exuviae, no. 312j, 1♂, pupal exuviae [on same slide, *Cricotopus* pupal exuviae], no. 312j, 1♂ pupa [plus *Culicoides*? pupa], no. 301d, 1♂, no. 301a, 1♂, no. 208, 1♂, 1 pupal exuviae, no. 207a, 1♂, no. 310i, 1 larva, 1 pupal exuviae, no. 311a, 1♂, 1 larva, 1 pupal exuviae; no. 316q, 1♀ pupa, 1 larva, pupal exuviae (left middle) [on same slide, right pupal exuviae, *Polypedilum* spec.]; no. 316r, [larva and pupa♀, right specimen; left, *E. grodhausi* spec. nov. pupa, pupal exuviae], no. 309d, 1 pupal exuviae, (on same slide, left, *Polypedilum* spec.); 1 pupal exuviae, *Cricotopus*, circled in blue], no. I-34 c303, 3 pupal exuviae (on same slide, 2 pupal exuviae, *Cricotopus* spec., 1 pupal exuviae *Polypedilum* spec.), no. 305c, pupal exuviae, 25.II.-16.III.81.

Polypedilum (Tripodura) apicatum **Townes**

Polypedilum (Tripodura) apicatum Townes, 1945: 39, male; Sublette & Sublette 1979: 104, distribution.

The characteristic wing pattern (Townes 1945, Fig. 207) and genitalia (Townes 1945, Fig. 31) are unique among Panamerican *Polypedilum*.

Material examined. 1♂, Atitlan, sweep net, 21.II.1981, no. IV-19.

***Polypedilum (Tripodura) clavistylus*, spec. nov.**

Holotype male. Colouration: Head, thorax and abdomen dark; scutum between vittae and scutellum paler brown. Legs bicoloured, all coxae blackish; fore femur dark with an infuscate yellowish fascia on about the middle 0.4; middle and hind femora with the yellow band narrower and paler, closer to the apex than to the base, occupying about 0.3 of total length; tibiae dark, the foretibia more so, with the base narrowly to broadly infuscate yellowish; tarsi brownish. Haltere knob pale.

Head. Antennal ratio 0.77. Palpal proportions 31:77:96:152 µm. Dorsal extension of eye long, almost parallel-sided. Clypeal setae 11. Temporal setae 8, in a single row.

Thorax. Antepronotum evanescent dorsally. Setae: Dorsocentrals 14, in a single row to near the anterior apex where the row forms a humeral clump of 4 setae; acrostichals 14, in 2 rows; prealars 4; supra-alars lacking; scutellars in a straight row of 4 setae.

Wing. Fig. 165. Membrane with microtrichia visible at 120 ×; membrane faintly marked in a pattern similar to *Polypedilum luteopedis*, spec. nov.(visible only with very oblique lighting). Wing length 1.56 mm. Venarum ratio 1.33. Squama with 6 setae. R with 16 setae. R_1 with 11 setae. R_{4+5} with 20 setae.

Legs. Foretibia with a low rounded scale with an apical spine on the tibial apex of one leg, the other tibial apex with only a rounded scale. Sensilla chaetica lacking. Leg ratios: PI 1.9 [probably slightly higher as the extreme base of the basitarsus is lost]; PII 0.62; PIII 0.73.

Abdomen. Genitalia, Fig. 166.

Diagnosis. This species resembles *Polypedilum floridense* Townes in some features but differs in having faintly marked wings, pale haltere knobs, bicoloured legs, longer, more capitate inferior volsellae, stronger shoulders on the ninth tergum and more clavate gonostyli.

Material examined. Holotype: ♂, **Rincon**, small stream, no. SW21f (99), 3.II.81.

Polypedilum (Tripodura) epomis, spec. nov.

Holotype male. Colouration: Ground colour of head and thorax yellowish brown; antennal flagellum blackish as are the thoracic vittae, preepisternum, postnotum, meso- and metacoxae and abdominal terga. Haltere knob pale. Legs brownish, apex of femora blackish with a preapical pale band, that of PI occupying about 0.3 of total Fe length.

Head. Antenna with 13 flagellomeres. Antennal ratio 0.54 (0.52-0.61; 4). Palpal proportions 28:68:90 :105 µm. Dorsal extension of eye long and moderately tapered. Clypeus with 18 (14-24; 4) setae in a small triangular cluster. Temporal setae 10 (10-14; 4).

Thorax. Antepronotum obscured but apparently evanescent dorsally, overhung by the mesonotum extension. Setae: Dorsocentrals 19 (13-21; 4); acrostichals 15 (14-19; 4); prealars 5 (4-5; 4); supra-alar 1 (0-1; 4); scutellars 7 (6-9; 4), coarse, in a posterior row and with 4 (2-7; 4) fine setae in an anterior series.

Wing. Membrane with microtrichia visible at 120 ×; without markings. R_{4+5} ends over M_{1+2}. R_{2+3} distinctly separated from the apex of R_1. Downcurved portion of Cu_1 at an angle of 40° (30-35°; 3) to basal part of Cu. Wing length 1.09 mm (1.07-1.18; 3). Venarum ratio 1.47 (1.30-1.40; 3). Squama with 4 (3-4; 3) setae. R with 12 (12-15; 4) setae. R_1 with 11 (7-9; 4) setae. R_{4+5} with 13 (12-22; 4) setae.

Legs. Foretibia with an apical spine. PII and III tibial combs slightly separated; PII anterior tibial comb with one spur, posterior comb unarmed; PIII anterior tibial comb with one spur, posterior unarmed. Sensilla chaetica of PII and PIII lacking. Leg ratios: PI 1.75 (1.70-1.82; 4); PII 0.53 (0.48-0.59; 4); PIII 0.67 (0.67 (0.62-0.75; 4). PI BR 3.4

Abdomen. Genitalia, Fig. 167, somewhat distorted in slide mounting. Superior and inferior volsella, Fig. 168. Ninth tergum with 5 (5-7; 4) setae. Gc/Gs ratio 0.76 (0.68-0.76; 4).

Diagnosis. In genitalic features this species most closely resembles the Nearctic *Polypedilum pardus* Townes (1945, Fig. 34) but differs in having a small tubercle on the lateral apex of the superior volsella, more pronounced "shoulders" at the base of the anal point, a much lower antennal ratio, and unmarked wings.

Allotype female. Colouration: Similar to the male.

Head. Antenna with 5 flagellomeres; proportions 74:68:71:43:112 µm; basal 3 flagellomeres flask-shaped; 4th ovoid; terminal, elongate fusiform with 4 long macrotrichia near apex. Palpal proportions 25:74:102:158 µm. Eyes reniform, moderately exerted on head. Clypeal setae 25. Temporal setae 12, in a single row.

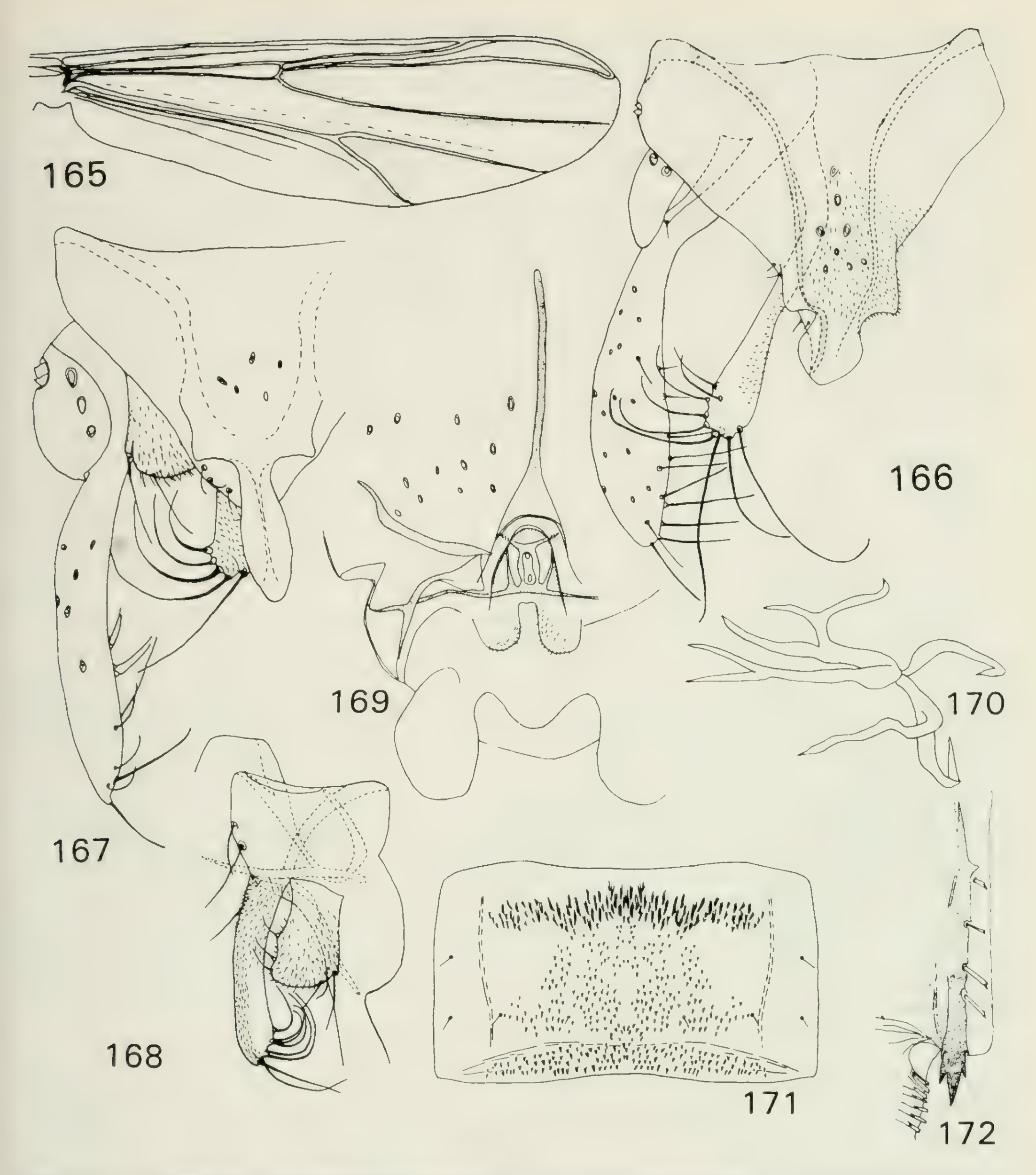
Thorax. Setae: Dorsocentrals 20, in 1 row; acrostichals 18, in 2 rows; prealars 5; supra-alars lacking; scutellars, 8 large posterior setae in a transverse row and 7 smaller ones in an anterior row.

Wing. Similar to male. Wing length 1.14 mm. Venarum ratio 1.38. Squama with 11 marginal setae. R with 14 setae. R_1 with 15 setae. R_{4+5} with 26 setae.

Legs. Sensilla chaetica lacking on PII and PIII. Leg ratios: PI, tibia missing; PII 0.50; PIII 0.67.

Genitalia. Fig. 169.

Pupa. Total length (exuviae) 2.80 mm. Cephalothorax, first abdominal tergum, and lateral margin of segment VIII infuscate. Pupal thoracic horns, Fig. 170 (drawn from temporary slide mount by M. Sasa). Details of cephalothorax obscured in slide mounting.



Figs 165-166. *Polypedilum (Tripodura) clavistylus*, spec. nov. 165. Wing, holotype ♂. 166. Genitalia, holotype ♂. Figs 167-172. *Polypedilum (T.) epomis*, spec. nov. 167. Genitalia, holotype ♂. 168. Superior and inferior volsellae, holotype ♂. 169. Genitalia, allotype ♀. 170. Thoracic horn, pupa. 171. Shagreen of tergum III, pupa. 172. Posterolateral spur of VIII, pupa.

Abdomen with a coarse basal band of shagreen on terga II-VI (Fig. 171), that of VI weakest; remainder of terga II-VI with finer shagreen covering much of the remainder of each tergum. Tergum II with 39-54 (3) weak recurved hooks. Intersegmental membranes III\IV and IV\V with coarse shagreen. Tergum VII with 2 very small patches of weak shagreen. Lateral margins of V and VI with 3 flattened setae; VII and VIII each with 4. Posterolateral spur of VIII, Fig. 172. Swim fin with 21-22 (3) flattened fringe setae.

Material examined. Holotype: ♂, **Rincon**, no. 310h (81), 10.III.81. - Allotype: ♀, **Rincon**, no. 310m (88), 10.III.81. - Paratypes: **Rincon**, no. 310h (79), 1♂, no. 316i (93), 1♂, no. 311g (83), 1♂, 1♀, no. 310n (87), 1♂, no. 309d (90), 1 pupal exuviae, 1♂, no. 310g (86), 1♂, no. 312d (89), 1 pupal exuviae, 7.-16.III.81.

Polypedilum (Tripodura) luteopedis, spec. nov.

Holotype male. Colouration: Head and scutum dorsum yellowish-brown; antennae, palpi, preepisternum, postnotum, and abdomen blackish. Thoracic vittae slightly darker than ground colour. Legs strongly bicoloured, femora blackish with a yellowish preapical annulus; the basal 0.3 and apical 0.3 of PI blackish; PII and III with basal 0.3 and apical 0.2 blackish; between the basal and apical dark fasciae is a yellowish fascia; remainder of legs yellowish except for a narrow infuscation at the base of Ta_1 on PII and PIII.

Head. Antennal ratio 0.45 (0.45-0.71; 3). Palpal proportions: 28:56:81:146 µm. Dorsal extension of eye long and broad, moderately tapered to the apex. Clypeus with 17 (15-22; 4) setae. Temporal setae 7 (6-11; 4), in a single row.

Thorax. Antepronotum evanescent dorsally. Setae: Dorsocentrals 12 (8-20; 4), in a single row which is doubled at the last 2 setae; acrostichals 14 (15-17; 4), in a double row; prealars 3 (3-5; 4); supra-alars lacking; scutellars 5 (4-7; 4), in a straight transverse row.

Wing. Membrane with microtrichia visible at 120 ×; with distinct markings, Fig. 173. R_{4+5} ends slightly proximal to M_{1+2}. Wing length 1.33 mm (1.23-1.36; 4). Venarum ratio 1.35 (1.32-1.45; 4). Squama with 5 (3) setae. R with 15 (12-18; 3) setae. R_1 with 10 (10-14; 3) setae. R_{4+5} with 20 (19-22; 3) setae.

Legs. Foretibia with a short spine. Sensilla chaetica of PII 1 (paratype), PIII lacking. Leg ratios: PI 2.10 (1.79, 2.0; 2); PII 0.62 (0.61-0.73: 3); PIII 0.71 (0.74-0.77; 3).

Abdomen. Genitalia, Fig. 174; lateral view of anal point, Fig. 175; superior and inferior volsellae, Fig. 176. Ninth tergum with 7 (5-8; 4) setae. Gc/Gs ratio 0.90 (0.74-0.89; 4).

Diagnosis. This species closely resembles *Polypedilum apicatum* Townes but differs in having a much lower antennal ratio, smaller size, more distinctly coloured legs, more sparsely setose inferior volsella, and shorter points on each side of the anal point.

Allotype female. Colouration: Similar to the male.

Head. Antennal proportions 102:77:81:37:130 µm. Palpal proportions 31:81:99:124 µm. Dorsal extension of eye broad and moderately long. Clypeus with 24 setae. Temporal setae 10, in a single row.

Thorax. Setae: Dorsocentrals 22, mostly in 1 row; anteriorly 5 setae form an isolated humeral clump; acrostichals 22, in 2 rows; prealars 5; supra-alars lacking; scutellars 8, in a single row.

Wing. Colour pattern as in male, but somewhat more intense. Wing length 1.21 mm. Venarum ratio 1.32. Squama with 4 marginal setae. R with 16 setae. R_1 with 11 setae. R_{4+5} with 22 setae.

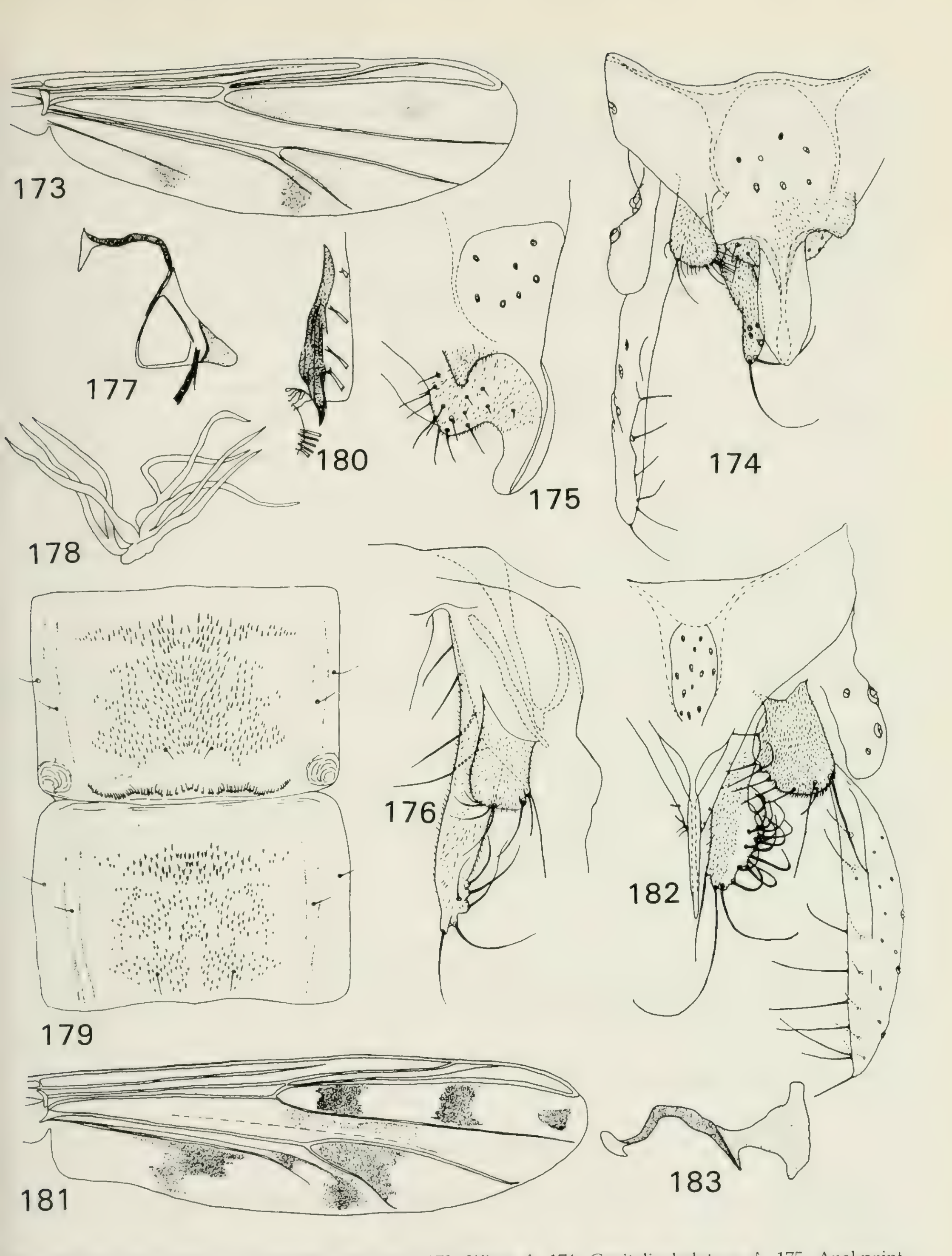
Legs. Foretibia with a low spine similar to the male. Sensilla chaetica of PII 3 (tarsi of PIII missing). Legs crumpled or tarsi lacking so ratios not determined.

Abdomen. Genitalia coxosternapodemes of gonocoxite IX, Fig. 177.

Pupa (associated with reared male). Pupal thoracic horn, Fig. 178 (drawn from temporary mount by M. Sasa). Cephalothorax lost in slide mounting. Abdomen pale, length 2.58 mm. Tergum I and lateral margins of II-V weakly infuscate and with VI-VIII with a stronger lateral black stripe which terminates in the posterolateral, darkened spur.

Tergum I devoid of shagreen; tergum II with an almost uniform median patch of shagreen, Fig. 179; terga III-VI with 3 transverse bands of almost uniform shagreen which are moderately to slightly contiguous on terga III-V but completely separate on VI. Tergum II with 39-49 (3) hooks at the posterior margin. Intersegmental membrane of terga III/IV, IV/V, and V/VI with weak shagreen, with that of V/VI weakest. Posterolateral spur of segment VIII with an apical point and 2-3 weak side points ,Fig. 180. Swim fin with 24-25 (3) flattened fringe setae.

Material examined. Holotype: ♂, **Rincon**, no. A31b (84), 9.II.81. - Allotype: ♀, **Rincon**, no. 323a (77) (on same slide with 2 paratype ♂♂, 1 pupal exuviae), 23.III.81. - Paratypes: **Medio Monte**, no. IV-37 208b, 1♂, 28.I.81; **Rincon**, no. 324a, 2 pupal exuviae, 1♂, no. 82 SW31a, 1♂, no. 325a 1 pupal exuviae, 1♂, no. 323a 2♂♂, 1 pupal exuviae (on same slide with allotype ♀), 3.II.-25.III.81.



Figs 173-180. *Polypedilum (T.) luteopedis*, spec. nov. 173. Wing, ♂. 174. Genitalia, holotype ♂. 175. Anal point, lateral view, paratype ♂. 176. Superior and inferior volsellae, ♂. 177. Genitalic sclerites, ♀. 178. Thoracic horn, pupa. 179. Terga II, III, shagreen, pupa. 180. Posterolateral spur of segment VIII, pupa.
Figs 181-183. *Polypedilum (P.) obelos*, spec. nov. 181. Wing, ♂. 182. Genitalia, holotype ♂. 183. Genitalic sclerites, ♀.

Polypedilum (Tripodura) obelos, spec. nov.

Holotype male. Colouration: Head blackish, terminal palpomere brownish. Thorax blackish with a very narrow yellowish ground colour as is the scutellum. Haltere pedicel infuscate, knob pale. Legs strongly bicoloured, femora blackish with a yellowish preapical fascia which is only slightly longer than wide on PI, yellow band on PII about 3 times as long as wide; and on PIII, 2 times; all tibiae yellowish with a subbasal black band which is 4 times as long as wide on Ti I; on Ti II and III the band is about as long as wide. Foretarsi yellowish brown; tarsi of PII and III yellowish, becoming slightly darker apically. Abdomen strongly vittate with blackish vittae covering the basal 0.6 to 0.2 of each tergum. Genitalia blackish with gonistyli yellowish.

Head. Antennal ratio 1.14 (1.07-1.14; 3). Palpal proportions 55:148:164:257 µm. Clypeus with 28 (33-36; 3) setae. Temporal setae 15 (17; 3), mostly in a single row but above the dorsal apex of the eye forming a weak clump of about 4 setae.

Thorax. Antepronotum apically narrowed. Setae: Dorsocentrals 27 (31-36; 3), in a single row which is abruptly downturned anteriorly in the humeral area; acrostichals 33 (26-34; 3), in 2 rows; prealars 10 (7-10; 3), in a partially double row; supra-alars lacking; scutellars 15 (13-14; 3), in a straight posterior row; anteriorly 28 (20-33; 3) strewn setae, mostly smaller than posterior series.

Wing. Membrane with microtrichia visible at 125 ×; with a strong colour pattern, Fig. 181. Wing length 2.42 mm (2.13-2.30; 3). Venarum ratio 1.19 (1.17-1.22; 3). Squama with 18 (18-23; 3) setae. R with 21 (19-26; 3) setae; R_1 with 24 (18-22; 3) setae, and R_{4+5} with 41 (40; 3) setae.

Legs. Foretibia with a strong apical triangular spine. Middle and hind tibial combs contiguous, similar to the other members of the genus. Sensilla chaetica of PII 5 (2-3;3), PIII lacking. Leg ratios: PI 1.62 (1.55-1.64; 3); PII 0.61 (0.54-0.58; 3); PIII 0.78 (0.75-0.77; 3).

Abdomen. Genitalia, Fig. 182. Ninth tergum with 15 (11-16; 3) setae. Gc/Gs ratio 0.71 (0.62-0.72; 3).

Diagnosis. This species resembles *Polypedilum pterospilus* Townes in several features. It differs by having the basal dark spot in cell R_5 clearly separated from the r-m crossvein and by having a longer, more lanceolate anal point. The superior volsella also appears broader but this may be only a mounting variation.

Allotype female. Colouration: As in the male.

Head. Antennal proportions 155:93:108:74:164 µm; basal 3 flagellomeres flask-shaped, fourth ovoid, terminal subfusiform. Palpal proportions 56:164:192:298 µm. Dorsal extension of eye broad and parallel-sided. Clypeus with 44 setae. Temporal setae 14, in a single, slightly staggered row.

Thorax. Antepronotum as in male. Setae: Dorsocentrals 52, in a partially doubled row; acrostichals 38, in 2 rows; prealars 10; supra-alar setae lacking; scutellars 18 in a slightly staggered posterior row of 18 setae and with 30 setae scattered on the anterior surface.

Wing. Markings and venation similar to the male, (cf. Fig. 181). Membrane with microtrichia visible at 125 ×. Wing length 2.54 mm. Venarum ratio 1.15. Squama with 18 marginal setae. R with 32 setae, R_1 with 26, and R_{4+5} with 52 setae.

Legs. Foretibial spine as in male. Sensilla chaetica of PII 9, PIII lacking. Leg ratios: PI 1.77; PII 0.57: PIII 0.85.

Abdomen. Genitalia somewhat distorted in slide mountings; coxosternapodeme IX, Fig. 183.

Material examined. Holotype: ♂, Lavaderos, 22.I.81, no. 72. - Allotype: ♀, **Rincon**, no. 315h, 15.III.81. - Paratypes: 71 325h, 1♂, no. 223a L21b, 1♂, no. 226g L21b, 1♂, no. 323b 1♂, 2.II.-15.III.81.

Pseudochironomus spec.

The larvae are typical *Pseudochironomus* but as pupae and adults are not associated, they are not described further.

Material examined. **Atitlan**, no. IV-33, 8 larvae, 21.II.81. [On same slide with *Dicrotendipes fumidus*.]

Stenochironomus (Petalopholeus) leptopus (Kieffer)

Chironomus leptopus Kieffer, 1906: 19, replacement name for *Chironomus longimanus* Williston, 1896: 274, nec *Chironomus longimanus* Meigen, 1830: 256.

Stenochironomus leptopus (Kieffer); Sublette 1966: 28; designation of lectotype.

Stenochironomus (*Petalopholeus*) *leptopus* (Kieffer); Borkent 1984: 95; review, description of larva, pupa, and female, redescription of male, distribution.

The single male at hand agrees well with Borkent's description of the genitalia (Borkent 1984, Fig. 33D). The colouration (Fig. 184) is similar to the Ecuadorian specimens described by him. Since there are slight differences in colouration between the Guatemala-Ecuador material and the Antillian, the possibility exists that two species are involved. In the absence of immature stages from Guatemala, designation of a new species is not warranted at this time.

Material examined. **Rincon**, no. V-46, 1♂, 9.II.81.

Distribution. Guatemala, St. Vincent Is., West Indies, Ecuador (Borkent 1984).

Xestochironomus ankylis, spec. nov.

Holotype male. Colouration: Entirely yellowish except for forelegs; fore femur with a narrow apical pale brown band occupying the apical 0.16; apical band is concolourous with foretibia; foretarsi slightly darker brown.

Head. Antennal ratio 0.79. Palpal proportions 53:121:121:205 µm. Dorsal extension of eye long and moderately tapered. Clypeus with 16 setae. Temporal setae 9, in a single row.

Thorax. Antepronotum obscured on the slide mount. Setae: Dorsocentrals 19, mostly in one row; acrostichals 21, in 2 rows; prealars 4; supra-alars lacking; scutellars 9, coarse, in a posterior transverse series and with 8 much finer ones in an anterior, irregular transverse series.

Wing. Membrane with microtrichia visible at 125 ×, without markings. R_{4+5} ends slightly proximal to M_{1+2}. R_{2+3} closely paralleling R_1 to its apex. Wing length 1.68 mm. Venarum ratio 1.29. Squama with 8 setae. R with 24 setae, R_1 with 34, and R_{4+5} with 35.

Legs. Foretibia with a low rounded scale with 3 large basal setae and one much smaller curved subapical setae. Middle and hind tibial combs slightly separated as described by Borkent (1984). Pulvilli almost as long as the claws. Sensilla chaetica of PII 2, PIII lacking. Leg ratios: PI 1.14; PII 0.72; PIII 0.75. PI BR 3.87.

Abdomen. Genitalia, Fig. 185. Ninth tergum with 13 seta. Gc/Gs ratio 0.59 [0.76 using Borkent's (1984, Fig. 29B) measurements].

Diagnosis. In genitalic features this species is virtually identical to *Xestochironomus brunneus* Borkent (1984, Fig. 29B), differing only in the length and placement of setae on the inferior volsella. However, *X. brunneus* is a dark species with vittate abdomen and some dark markings on the hindleg. From the description (genitalia not figured) *Xestochironomus latitobus* Borkent is also similar but has dark markings on the postnotum and abdomen.

Material examined. Holotype: ♂, **Rincon**, no. SW3 (66), 2.II.81.

Tribe Tanytarsini

Micropsectra atitlanensis, spec. nov.

Holotype male. Colouration: Antennal pedicels, thoracic vittae, postnotum, and preepisternum yellowish-brown; remainder of body pale as are the legs and abdomen.

Head. Antenna with 13 flagellomeres. Antennal ratio 0.93. Palpal proportions 47:171:161:285 µm. Length of frontal tubercles 8 µm. Dorsal extension of eye long and weakly wedge-shaped. Clypeus longer than wide, with 17 setae. Temporal setae 10, in a single row.

Thorax. Antepronotum narrow, wedge-shaped in lateral view; laterally without setae. Mesoscutum apparently with a slight hump (mesoscutum mounted dorsal side up; macrotrichial pattern suggests slight hump). Setae: Dorsocentrals 10, in a single row; acrostichals 13, in a partially doubled row; prealars 3; supra-alar setae lacking; scutellars 9, in a staggered row.

Wing. Membrane with heavy macrotrichia on entire surface. R_{4+5} ends proximal to M_{1+2} at 0.62 of the distance between the apex of M_{3+4} and M_{1+2}. R_{2+3} scarcely distinguishable, ending near the apex of R_1. Anal ends under f-Cu. Anal lobe obsolete. Wing length 2.12 mm. Venarum ratio 1.10.

Legs. Foretibia with a low spine; middle and hind tibial combs fused, occupying more than 0.5 of the tibial apex; without spurs. Sensilla chaetica of PII 3. Leg ratios: fore tarsi lacking; PII 0.62 ; PIII 0.70. Pulvilli present; about half as long as the claws.

Abdomen. Genitalia, Fig. 186; median volsella, Fig. 187. Gc/Gs ratio 0.62.

Diagnosis. The spatulate blades of the median volsella separate this species from the described species of Nearctic and Neotropical *Micropsectra*.

Material examined. Holotype: ♂, **Atitlan**, sweep net, 22.II.81.

Rheotanytarsus hamatus, spec. nov.

Holotype male. Colouration: Entirely pale except for the darker antennal flagella.

Head. Antenna with 13 flagellomeres. Antennal ratio 0.34. Palpal proportions 27:57:68:106 µm. Frontal tubercles not discernable. Dorsal extension of eye long, broad and slightly tapered. Clypeus with 17 setae in a triangular basal group. Temporal setae 8, in a single row.

Thorax. Antepronotum broad in the basal half, abruptly narrowed near the middle, tapering and becoming evanescent dorsally. Setae: Dorsocentrals 11, in a single row; acrostichals 13, in a double row; prealar 1; supra-alars lacking; scutellars 6.

Wing. Membrane with macrotrichia on entire surface. R_{4+5} ends proximal to M_{1+2} at 0.21 of the distance between the apex of M_{3+4} and M_{1+2}. R_{2+3} not evident. Anal ends distinctly proximal to f-Cu. Anal lobe obsolete. Wing cuneiform. Venarum ratio 1.66. Wing length 1.17 mm.

Legs. Foretibia with a low spine which is 0.41 of the diameter of the tibial apex. Tibial combs well separated; PII tibial comb with two spurs unequal in length, while on PIII the spurs are subequal. Sensilla chaetica of PII 2. Leg ratios: PI 2.19; PII 0.52; PIII 0.67. Pulvilli present, minute.

Abdomen. Genitalia, Fig. 188. Gc/Gs ratio 0.86.

Diagnosis. The combination of strongly hooked gonostylus, egg-shaped superior volsella and the spatulate anal point is distinctive among those Nearctic and Neotropical *Rheotanytarsus* with a short, straight medial volsella (2a).

Pupa. Total length (exuviae) 2.82 mm. Thorax infuscate; abdomen mostly pale with a narrow infuscate stripe extending posteriorly from the basal shagreen patches on terga II; lateral margins of II-IV very weakly infuscate; lateral margins of V-VIII becoming progressively more heavily darkened with the posterolateral spur of VIII as well as the lateral margin heavily darkened. Thoracic horn similar in shape to most other members of the genus (Roback & Coffman 1983, Fig. 417) but apex almost devoid of spinulae. Cephalothorax with one flattened Maps and one LAps, also flattened; Dc1-4 small, normal. Wing sheaths with bacatiform papillae lacking; nasiform tubercles broad and low. Terga II-V each with the two rounded patches of coarse shagreen near the base which are characteristic of the genus; the patches of coarse shagreen on II and III are subequal; those of IV and V are progressively smaller. At the posterior end of the dark stripe on II is a weak patch of shagreen just anterior to the hook row of II (similar to that illustrated by Roback & Coffman 1983, Fig. 412). Hook row at the apex of II considerably folded but apparently with at least 15 hooks. Pedes spurii A present on sterna IV-VI. Tergum VI without coarse shagreen patches but with two basal, elongate patches of very fine shagreen. Tergum IV with 1 flattened lateral seta and 1 normal seta; V with 3 flattened setae; VI-VIII each with 4 flattened setae. Posterolateral spur very similar to other members of the genus (cf. Roback & Coffman 1983, Fig. 414, 415). Swim fin with 18 flattened fringe setae.

Material examined. Holotype ♂, **Rincon**, no. 301e (V-41 on same slide with pupal exuviae, 25.II.81.

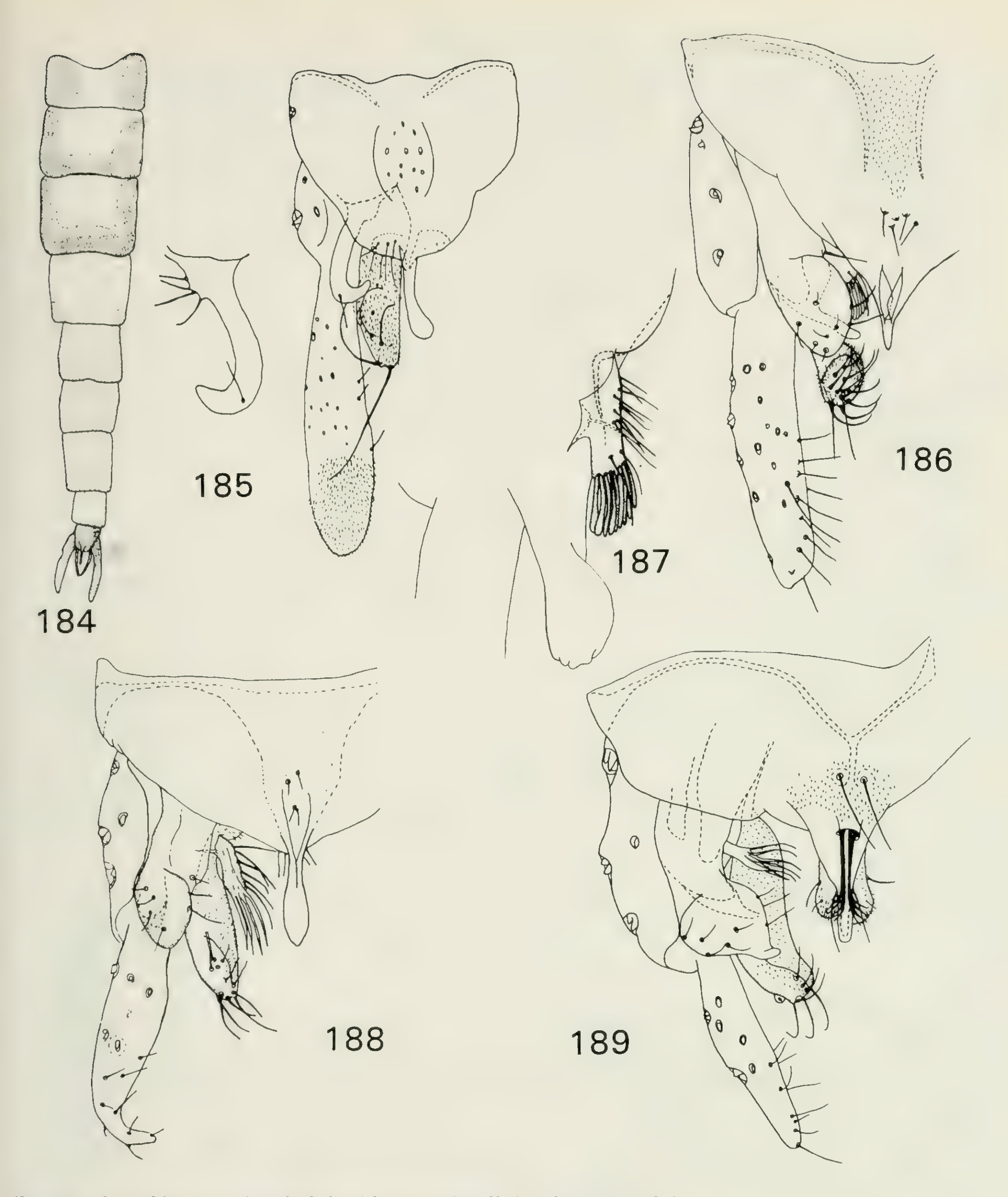


Fig. 184. *Stenochironomus (Petalopholeus) leptopus*, (Kieffer), colouration of ♂.
Fig. 185. *Xestochironomus ankylis*, spec. nov., genitalia, holotype ♂; superior volsella to the left.
Figs 186-187. *Micropsectra atitlanensis*, spec. nov. 186. Genitalia, holotype ♂. 187. Median volsella, ♂.
Fig. 188. *Rheotanytarsus hamatus*, spec. nov., genitalia, holotype ♂.
Fig. 189. *Caladomyia pistra*, spec. nov., genitalia, holotype ♂.

Rheotanytarsus spp.

Two additional species were represented each by a single pupal exuviae, which are distinctively different from *R. hamatus* in that terga II-VI have coarse shagreen patches rather than II-V as in *R. hamatus*. Thoracic horn features and/or spur features are also different.

In the absence of other associated life history stages, these species are not described further.

Material examined. [Species 1] **Rincon**, 3.II.81; [Species 2] **Medio Monte**, 28.I.81.

Caladomyia pistra, spec. nov.

Holotype male. Colouration: Antenna, mesonotal vittae and postnotum dark; forelegs dark beyond basal one-third of femora, while on the middle and hind legs the femora are darker on the apical one-third, and the remainder of the legs pale.

Head. Antenna with 13 flagellomeres. Antennal ratio 0.42. Palpal proportions 19:53:48:96 µm. Length of frontal tubercle 7 µm. Dorsal extension of eye long and weakly tapered. Clypeus with 11 setae. Temporal setae 6, in a single row.

Thorax. Antepronotum obscured in slide mounting. Setae: Dorsocentrals 6, in a single row; acrostichals 10, mostly in a single row; prealar 1; supra-alar setae lacking; scutellars 4, in a straight row.

Wing. Membrane with macrotrichia over most of the surface but heaviest distal to r-m. R_{4+5} ends considerably proximal to M_{1+2} at 0.14 of the distance between the apex of M_{3+4} and M_{1+2}. R_{2+3} scarcely distinguishable. Anal ends slightly proximal to f-Cu which is far distal to r-m. Anal lobe obsolete. Wing length 1.06 mm. Venarum ratio 1.4.

Legs. Foretibia with a moderately strong spine, length 14 µm; diameter of tibial apex 38 µm. Middle and hind tibial combs well separated, combs with two spurs of unequal length. Sensilla chaetica of PII 2. Leg ratios: PI 3.13; PII 0.56; PIII 0.67. Pulvilli present, minute.

Abdomen. Genitalia, Fig. 189 [Slightly tilted in mounting]. Gc/Gs ratio 1.06.

Diagnosis. This species resembles *Caladomyia ortoni* Säwedal from Brazil but differs in having a slightly broader, more truncate anal point and the digitus of the superior volsella much shorter (cf. Säwedal 1981, Fig. 11).

Material examined. Holotype: ♂, **Medio Monte**, cattle watering tank, 28.I.81.

Tanytarsus capitatus, spec. nov.

Holotype male. Colouration: Yellowish; antenna, thoracic vittae, and postnotum pale brown; foretarsi infuscate.

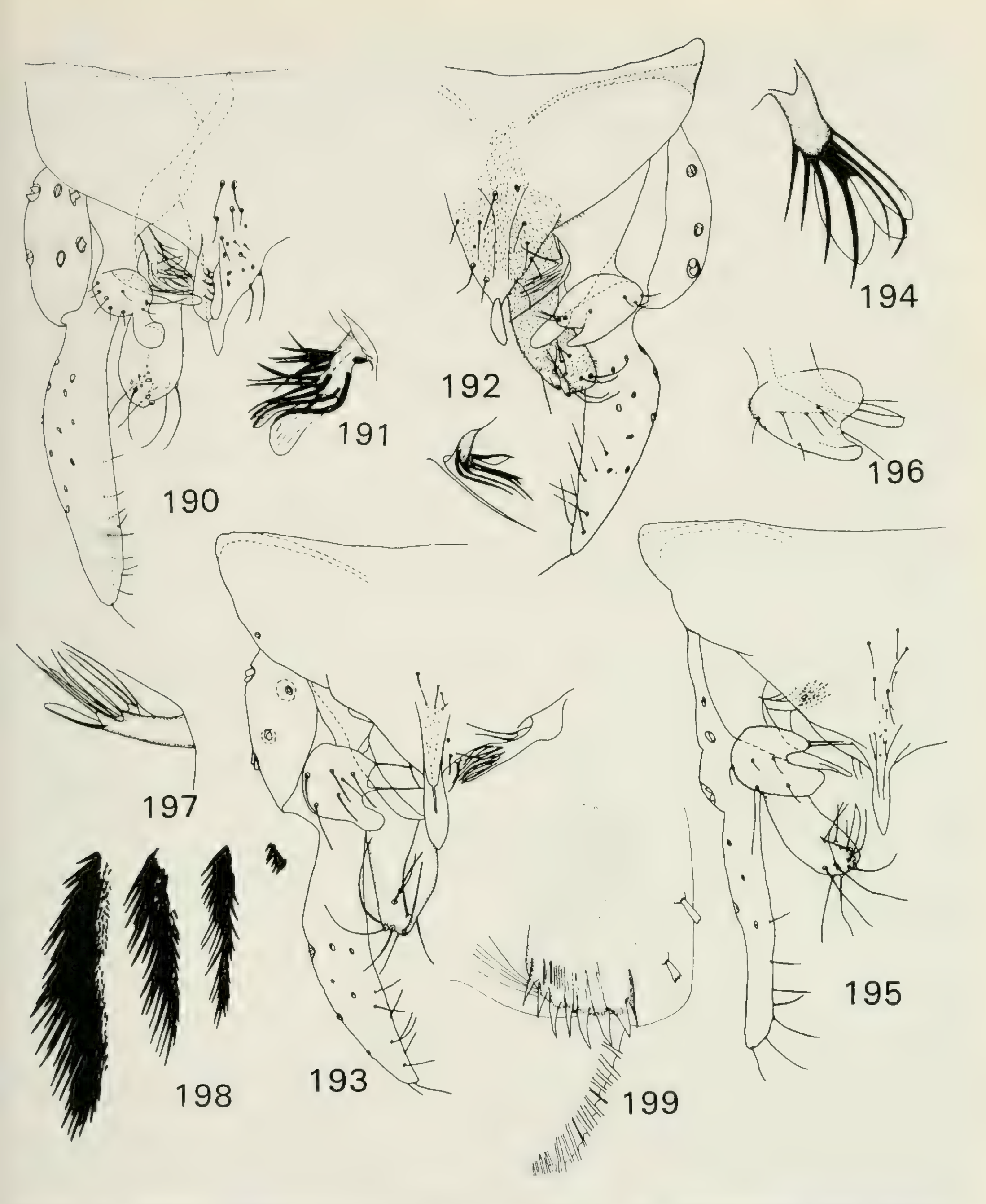
Head. Antenna with 13 flagellomeres. Antennal ratio 0.86. Palpal proportions 27:141:141:236 µm. Dorsal extension of eye moderately long and wedge-shaped. Clypeus with 16 setae, in a basal triangular cluster. Temporal setae 4 (?), in a single row.

Thorax. Antepronotum somewhat obscured in slide mounting but apparently only slightly tapered dorsally. Setae: Dorsocentrals 11, in a single row; acrostichals 24, in a partially double row; prealars 3; supra-alars lacking; scutellars 4, in a straight row.

Wing. Membrane with dense macrotrichia except on the basal 0.1. R_{4+5} ends proximal to M_{1+2} at 0.63 of the distance between the apex of M_{3+4} and M_{1+2}. R_{2+3} scarcely distinguishable. Anal ends slightly proximal to f-Cu. Anal lobe obsolete. Wing length 1.82 mm. Venarum ratio 1.16.

Legs. Foretibia with a low spine which is 0.23 of the diameter of the tibial apex. Middle and hind tibial combs large, well separated; both tibiae with 2 spurs of unequal length. Sensilla chaetica of PII 4. Leg ratios: PI 2.42; PII 0.67; PIII 0.74. Pulvilli present, small.

Abdomen. Genitalia, Fig. 190 (anal point slightly tilted in slide preparation). Median volsella, Fig. 191. Gc/Gs ratio 0.6.



Figs 190-191. *Tanytarsus capitatus*, spec. nov. 190. Genitalia, holotype ♂. 191. Median volsella, slightly flattened, holotype ♂.
Fig. 192. *Tanytarsus guatemalensis*, spec. nov., genitalia, holotype ♂; median volsella, to the left.
Figs 193-194. *Tanytarsus hastatus*, spec. nov. 193. Genitalia, holotype ♂. 194. Median volsella, slightly flattened, holotype ♂.
Figs 195-199. *Tanytarsus pandus*, spec. nov. 195. Genitalia, holotype ♂. 196. Superior volsella, ♂. 197. Median volsella, ♂. 198. Abdominal spinulae patches, pupa. 199. Posterolateral comb of segment VIII, pupa.

Diagnosis. This species is a member of the *riopreto*-group and may be distinguished by the superior volsella which is unique among Nearctic and Neotropical *Tanytarsus* (cf. Fittkau & Reiss 1973).

Material examined. Holotype: ♂, **Medio Monte**, 3.II.81, no. 22a (V-42).

Tanytarsus guatemalensis, spec. nov.

Holotype male. Colouration: Yellowish; antenna dark; thoracic vittae and postnotum slightly darker than the ground colour; foretarsus infuscate, remainder of legs pale.

Head. Antenna with 13 flagellomeres. Antennal ratio 0.96. Palpal proportions 38:110:125:236 µm. Frontal tubercles not discernable. Dorsal extension of eye long and parallel-sided. Clypeus with 15 setae in a basal triangular group. Temporal setae 9, in a single row.

Thorax. Antepronotum evenly attenuated dorsally, wedge-shaped in lateral view. Setae: Dorsocentrals 8, in a single row; acrostichals 20, mostly in a double row; prealar 1; supra-alars lacking; scutellars 4, in a straight row.

Wing. Membrane with macrotrichia on most of the surface except the basal 0.15. R_{4+5} ends proximal to M_{1+2} at 0.71 of the distance between the apex of M_{3+4} and M_{1+2}. R_{2+3} scarcely distinguishable. Anal terminates slightly proximal to f-Cu. Anal lobe obsolete. Wing length 1.56 mm. Venarum ratio 1.24.

Legs. Foretibia with a low spine which is 0.4 the diameter of the tibial apex. Middle and hind tibial combs well separated, middle tibial comb with 2 spurs of unequal length; hind tibial combs with 2 spurs subequal in length. Sensilla chaetica of PII 6. Leg ratios: PI 3.04; PII 0.64; PIII 0.74. Pulvilli minute.

Abdomen. Genitalia, Fig. 192, slightly flattened in slide mounting and the superior volsella is slightly folded.

Diagnosis. This species is a member of the *riopreto*-group described from the amazonian basin (Fittkau & Reiss 1973), but the genitalia are distinctive in that the anal point is inserted before the apex of the ninth tergum and basal spinulae are lacking.

Material examined. Holotype: ♂, **Medio Monte**, 28.I.81.

Tanytarsus hastatus, spec. nov.

Holotype male. Colouration: Ground colour of head, thorax, and abdomen yellowish; thoracic vittae, postnotum, and venter of preepisternum light brown. Apical half of fore femur, foretibia, and tarsus brownish; apices of middle and hind femora brownish, tibiae and tarsi darker yellow.

Head. Antennal ratio 1.15 (1.03-1.15; 3). Palpal proportions 37:102:112:195 µm (paratype). Frontal tubercle length 28 µm (paratype). Dorsal extension of eye long and slightly tapered. Ocular ratio 0.24. Clypeal setae 17 (12-18; 3). Temporal setae 12 (9-11; 3).

Thorax. Setae: Dorsocentrals 10 (7-9; 3), in one row; acrostichals 17 (14-20; 3), in 2 rows; prealars 2 (1-2; 3); scutellars 6 (5; 3).

Wing. Membrane with macrotrichia on the entire surface. R_{4+5} ends proximal to M_{1+2} at 0.62 of the distance between the apex of M_{3+4} and M_{1+2}. R_{2+3} ends at 0.62 of the distance between the apex of R_1 and R_{4+5}. Venarum ratio 1.19 (1.12, 1.15; 2). Wing length 1.62 mm (1.54, 1.59; 2).

Legs. Foretibia with a low, dark spine which is 0.44 of the apical diameter of tibia. Middle and hind tibial combs slightly separated, two spurs on each leg. Sensilla chaetica of PII 7 (5, 7; 2), PIII lacking. Pulvilli minute. Leg ratios: PII 3.35 (3.00-3.37; 3); PII 0.66 (0.64-0.68; 3); PIII 0.66 (0.68-0.72; 3).

Abdomen. Genitalia, Fig. 193. Median volsella, Fig. 194.

Diagnosis. The elongate, lanceolate anal point with numerous fine spinulae between the anal point crests is distinctive among described Pan American *Tanytarsus* of the *riopreto*-group (Fittkau & Reiss 1973). An undescribed species from the southern U.S.A. is closely related but differs in the shape of the superior volsella.

Allotype female. Colouration: Similar to the male; apical flagellomere black.

Head. Antennal proportions 68:74:68:56:84 µm; apical two flagellomeres almost completely fused. Antennal ratio 0.32. Palpal proportions 25:77:87:115 µm. Dorsal extension of eye short and broad. Ocular ratio 0.23. Clypeus with 18 setae. Temporal setae 9.

Thorax. Setae: Dorsocentrals 13, in 1 row, anteriorly expanded into a humeral clump of 4 setae; acrostichals 13, in 2 rows; prealars 2; scutellars 4.

Wing. Crumpled. Wing length approximately 1.5 mm.

Legs. All tibial combs and spurs similar to the male. Sensilla chaetica of PII 27, PIII lacking. Pulvilli minute. Leg ratios: PI 3.22; PII 0.67; hind leg crumpled.

Abdomen. Genitalia badly distorted in mounting.

Pupa. Cephalothorax dark; abdomen paler with the lateral margins progressively darkened posteriorly.

Total length (exuviae), 2.96 mm. Frontal apotome indistinguishable from that of *Tanytarsus eminulus* (Walker) (Pinder & Reiss 1986, Fig. 10.79A). Thoracic horn simple, attenuate evenly to the tip as other members of the genus (Pinder & Reiss 1986, Fig. 10.79C) but without spinulae. Cephalothorax with weak papillae on both sides of the median raphe, with papillae occupying about the middle one-third of the length of the raphe. Wing sheaths with weak nasiform tubercles but without bacatiform papillae.

Tergum I devoid of shagreen; tergum II with two patches of coarse spinulae near the base and a field of weak shagreen extending posteriorly to the hook row, as in *Tanytarsus curticornis* Kieffer (Pinder & Reiss 1986, Fig. 10.80D); hook row of II with 41-53 (3) hooks in two staggered rows; terga III and IV as *Tanytarsus lestagei* Goetghebuer (Pinder & Reiss 1986, Fig. 10.80 F); tergum V with the spinulae patch about the same as IV; terga VI-VIII devoid of spinulae or shagreen; anal lobe with weak shagreen. Lateral flattened setae (LS) 4 and simple setae (L) lacking on segments VII-VIII. Posterolateral spur of VIII very similar to *Tanytarsus clivosus* Reiss (Reiss 1972, Fig. 14C), with 17-19 (3) spines of which 5-6 on the margin are much heavier. Swim fin with 33-40 (3) fringe setae.

The pupa is similar to the ones described from Patagonia for *T. clivosus* and *Tanytarsus hamatus* Reiss (1972), but differs but noticeably in having two spinulae patches on tergum II and lacking them on VI.

Material examined. Holotype: ♂, **Medio Monte**, no. 205a (IV-39), 28.I.81. - Allotype: ♀, pupal exuviae, collected with the holotype, no. 208C (IV-44). - Paratypes: **Medio Monte**, no. 205b (IV-38), 1♂, no. 206a (V-43), 1♂, no. 207a (IV-47), 1♂, no. IV-52, 1 pupal ♂, (on same slide with 1 pupal exuviae, *Cricotopus rincon*, spec. nov.), no. 212 (IV-41), 5 pupal exuviae, (on same slide with 1 pupal ♂, 2 pupal ♀♀, 1 pupal exuviae, *Tanytarsus pandus*, spec. nov.; 1 pupal ♂, *Dicrotendipes californicus*; 1 pupal exuviae, *Parametriocnemus lundbecki*; 1 pupal exuviae, *Cricotopus rincon*, spec. nov.), no. 205 (IV-53), 11 pupal exuviae, 3 pupal exuviae fragments (on same slide with 1 pupal exuviae *Rheotanytarsus* spec. 2; 1 pupal exuviae, *Cricotopus rincon*, spec. nov.), all collected with holotype and allotype.

Tanytarsus pandus, spec. nov.

Holotype male. Colouration: Entirely yellowish white; flagellum darkened.

Head. Antenna with 12 flagellomeres. Antennal ratio 1.03. Palpal proportions 39:109:109:148 µm. Frontal tubercle length 10 µm; slender, 2.5 times as long as broad. Ocular ratio 0.24. Clypeus with 14 setae in a triangular patch near the base. Temporal setae 9, in a single row.

Thorax. Antepronotum almost parallel-sided in the basal 0.4, then abruptly narrowed, with apical 0.4 being evenly attenuate to the narrow dorsal apex. Setae: Dorsocentrals 10, in 1 row; acrostichals 12, in 2 rows; prealars 2; supra-alars lacking; scutellars 4, heavy, in a posterior straight row and 6 smaller ones in a scattered anterior series.

Wing. Membrane with macrotrichia on the entire surface, but weaker towards the base. Wing length 1.40 mm, venation details obscured.

Legs. Foretibia with a low darkened spine which is 0.31 of the diameter of the tibial apex. Middle and hind tibial combs slightly separated, each leg with 2 spurs of unequal length. All tarsi missing.

Abdomen. Genitalia, Fig. 195. Superior volsella, Fig. 196. Median volsella, Fig. 197.

Diagnosis. This species is a member of the riopreto-group which includes two Patagonian species (Reiss 1972), several amazonian species (Fittkau & Reiss 1972), and the southern Nearctic species *Tanytarsus limneticus* Sublette (1964). It differs from all described species in having the spinulae of the anal point towards the base of the anal point crests rather than between them and the distal lobe of the superior volsella more digitiform than the amazonian species (Fittkau & Reiss 1973, Figs. 4-8). The posterior margin of the superior volsella is smoothly curved rather than notched as in *T. limneticus* (Sublette 1964, Figs. 108, 109). This new species most closely resembles *Tanytarsus clivosus* Reiss (1972) but differs by having a slender digitus to the superior appendage and more basal spinulae on the anal point.

Allotype female. Head: Antennae and palpi obscured. Clypeus with 17 setae. Temporal setae 9, in a single row.

Thorax. Antepronotum similar to that of the male. Setae: Dorsocentrals 11, in 1 row; acrostichals 14, in 2 rows; prealars 2; supra-alars lacking; scutellars 2, heavy posterior and 4 finer anterior.

Wing. Membrane with macrotrichia on the entire surface. R_{4+5} ends proximal to M_{1+2} at 0.5 of the distance between the apex of M_{3+4} and M_{1+2}. R_{2+3} ends at about midway of the distance between the apex of R_1 and R_{4+5}. Venarum ratio 1.16. Wing length 1.68 mm.

Legs. Tibial combs and spurs similar to the male. Sensilla chaetica of PII 29, PIII tarsi missing. Pulvilli minute. Leg ratios: PI 2.84; PII 0.61; hind tarsus missing.

Genitalia missing.

Pupa. Thorax blackish-brown; abdomen yellowish, with 2 lateral dark stripes on each side from segments II-VII; segment VIII laterally infuscate as are the genital sacs and swim fins.

Total length 4.50 mm. Length of thoracic horn 608 µm. Thoracic horn without spinulae but weakly annulate on the apical 0.6. Weak papillae present on both sides of the median raphe, occupying about 0.2 of the total length. Wing sheaths with weak nasiform tubercles. Thoracic chaetotaxy similar to *Tanytarsus eminulus* (Walker) (Pinder & Reiss 1986, Fig. 10.79B).

Abdominal spinulae patches, Fig. 198. Hook row of second tergum 97-116, mostly in a single staggered row. Tergum I devoid of fine shagreen; tergum II with weak shagreen over much of the tergum but with a median strip devoid of shagreen, similar to *T. eminulus* (Pinder & Reiss 1986, Fig. 10.79D). Posterolateral comb, Fig. 199. Swim fin with 40-43 fringe setae.

Material examined. Holotype: ♂, **Medio Monte**, no. 212 (IV-43) (on same slide with allotype ♀, 1 fragmentary ♂, and 4 pupal exuviae and 3 pupal exuviae fragments of *Tanytarsus hastatus*, spec. nov.), 28.I.81. - Paratypes: **Medio Monte**, no. 212 (IV-41), 1 pupal ♂, 2♀♀, 1 pupal exuviae (on same slide with 5 pupal exuviae of *Tanytarsus hastatus*, spec. nov.; 1 pupal ♂, *Dicrotendipes californicus*; 1 pupal exuviae, *Parametriocnemus lundbecki*; 1 pupal exuviae, *Chironomus rincon*, spec. nov.), no. 212 (IV-42), 2 pupal exuviae (on same slide with 4 larvae, *Tanytarsus* spec.), 28.I.81.

Acknowledgements

We thank Mary Sublette for her continued interest and support in bringing this manuscript to fruition. Without her contribution, this work could not have been completed.

Appreciation is also due to Amy Steeby and William Jay Steeby for their help in completing the illustrations.

References

Beck, E. C. 1962. Five new Chironomidae (Diptera) from Florida. - Fla. Ent. **45**: 89-92

– – & W. M. Beck, Jr. 1969. Chironomidae (Diptera) of Florida. III. The *Harnischia* complex (Chironomidae). - Bull. Fla. Sta. Mus., Biol. Sci. **13**: 277-313

Bilyj, B. 1984. Descriptions of two new species of Tanypodinae (Diptera: Chironomidae) from Southern Indian Lake, Canada. - Can. Jour. Fish. Aquat. Sci. **41**: 659-671

Boesel, M. W. 1983. A review of the genus *Cricotopus* in Ohio, with a key to adults of species of the northeastern United States (Diptera, Chironomidae). - Ohio J. Sci. **83**: 74-90

Borkent, A. 1984. The systematics and phylogeny of the *Stenochironomus* complex (*Xestochironomus, Harrisius*, and *Stenochironomus*) (Diptera: Chironomidae). - Mem. Ent. Soc. Canada **128**: 1-269

Caldwell, B. A. & A. R. Soponis 1982. *Hudsonimyia parrishi*, a new species of Tanypodinae (Diptera: Chironomidae) from Georgia. - Fla. Ent. **65**: 506-513

Cockerell, T. D. A. 1915. A new midge from Guatemala. - Can. Ent. **47**: 315-316

Coffman, W. P., P. S. Cranston, D. R. Oliver & O. A. Saether. 1986. The pupae of Orthocladiinae (Diptera: Chironomidae) of the Holarctic region. Keys and diagnoses, p. 147-296. In: Wiederholm, T. (Ed.): Chironomidae of the Holarctic Region, Part II. Pupae. - Ent. Scand. Suppl. **28**

Coquillett, D. W. 1902. New Diptera from North America. - Proc. U.S. Natl. Mus. **25**: 83-126

Cranston, P. S. & D. R. Oliver. 1988. Additions and corrections to the Nearctic Orthocladiinae (Diptera: Chironomidae). - Can. Ent. **120**: 425-462

– – & – – & O. A. Saether. 1983. 9. The larvae of Orthocladiinae (Diptera: Chironomidae) of the Holarctic regions. Keys and diagnoses, p. 149-291. In: Wiederholm, T. (Ed.): Chironomidae of the Holarctic region. Part 1. Larvae. - Ent. Scand. Suppl. **19**

Edwards, F. W. 1931. Diptera of Patagonia and South Chile. II, 5, Chironomidae, p. 233-331

Epler, J. H. 1987a. Revision of the Nearctic *Dicrotendipes* Kieffer, 1913 (Diptera: Chironomidae). - Evol. Monogr. **9**: 1-102, figs 1-245

– – 1987b. Notes on the *Dicrotendipes* (Diptera: Chironomidae) of Mexico, with descriptions of two new species. - Ent. Scand. Suppl. **29**: 147-154

– – 1988a. Biosystematics of the genus *Dicrotendipes* Kieffer, 1913 (Diptera: Chironomidae: Chironominae) of the world. - Mem. Amer. Ent. Soc. **36**: 1-214

– – 1988b. A reconsideration of the genus *Apedilum* Townes, 1945 (Diptera: Chironomidae). - Spixiana **14**: 105-116

Fabricius, J. C. 1794. a. Entomologia systematica emendata et aucta **4**: 1-472, Hafniae

Fittkau, E. J. 1965. Revision der von E. Goeldi aus dem Amazonasgebiet beschrieben Chironomiden (Diptera). Chironomidenstudien X. - Beitr. Neotropo. Fauna **4**: 209-226

– – 1968. *Chironomus strenzkei* spec. nov.(Chironomidae, Dipt.), ein neues Laboratoriumstier. - Z. Morph. Tiere **63**: 239-250

– – & D. A. Murray. 1986. The pupae of Tanypodinae (Diptera: Chironomidae) of the Holarctic region. Keys and diagnoses, p. 31-113. In: Wiederholm, T. (Ed.): Chironomidae of the Holarctic Region, Part II. Pupae. - Ent. Scand. Suppl. **28**

– – & F. Reiss. 1973. Amazonische Tanytarsini (Chironomidae, Diptera). - Stud. Neotropical Fauna **8**: 1-16

– – & S. S. Roback 1983. 5. The larvae of Tanypodinae (Diptera: Chironomidae) of the Holarctic region. Keys and diagnosis, p. 34-110. In: Wiederholm, T. (Ed.) Chironomidae of the Holarctic region. Part 1. Larvae. - Ent. Scand. Suppl. **19**

Goetghebuer, M. 1921. Chironomides de Belgique et specialement de la zone des Flandres. - Mem. Mus. R. Hist. Nat. Belg. **8**: 1-211

Grodhaus, G. 1987. *Endochironomus* Kieffer, *Tribelos* Townes, *Synendotendipes*, n. gen., and *Entotribelos*, n. gen. (Diptera: Chironomidae) of the Nearctic region. - J. Kans. Ent. Soc. **60**: 167-247

Hirvenoja, M. 1973. Revision der Gattung *Cricotopus* van der Wulp und ihrer Verwandten (Diptera, Chironomidae). - Ann. Zool. Fenn. **10**: 1-363

– – & E. Hirvenoja 1988. *Corynoneura brundini* spec. nov. Ein Beitrag zur Systematik der Gattung *Corynoneura*. - Spixiana **14**: 213-238

Johannsen, O. A. 1905. Aquatic nematocerous Diptera. Chironomidae, p. 76-327. In: Needham, J. G., Morton, K. J. & O. A. Johannsen, (Eds.): May flies and midges of New York. - Bull. N. Y. St. Mus. **86**

– – 1907. Some new species of Kansas Chironomidae. - Kans. Univ. Sci. Bull. **4**: 109-112

Kieffer, J. J. 1906. Diptera fam. Chironomidae, p. 78. In: P. Wytsman (Ed.), Genera Insectorum **42**

Lehmann, J. 1981. Chironomidae (Diptera) aus Fliessgewässern Zentralafrikas. Teil II: Die Region um Kisangani, Zentralzaire. - Spixiana **5**: 3-85

LeSage, L. & A. D. Harrison 1980. Taxonomy of *Cricotopus* species (Diptera: Chironomidae) from Salem Creek, Ontario. - Proc. Ent. Soc. Ont. **111**: 57-114

Lichtenberg, R. 1979. Chironomiden aus Kolumbien. I. Ein Beitrag zur Verbreitung von *Cryptocladopelma boydi* (Beck 1962) (Diptera: Chironomidae). - Ann. Naturhistor. Mus. Wien **82**: 541-548

Meigen, J. M. 1830. Systematische Beschreibung der bekannten europaischen zweiflügeligen Insekten **6**: 1-401, Schulz, Hamm

Michailova, P. 1976. Cytotaxonomical diagnostics of species from the genus *Cricotopus* (Chironomidae, Diptera). - Caryologia **29**: 291-306

– – 1980. Cytotaxonomic features of species of the subfamily Orthocladiinae (Diptera, Chironomidae) from Bulgaria. - Genetica **52/53**: 263-266

– – 1985. Tendencies in the karyotype evolution of species of the family Chironomidae (Diptera). - Acta Zool. Bulg. **26**: 3-22

Paggi, A. C. 1985. *Thienemanniella desertica* spec. nov. de la republica Argentina (Diptera, Chironomidae, Orthocladiinae). - Neotropica **31**(85): 49-53

Palomäki, R. 1987. The Chironomidae of some lakes and rivers in Nicaragua. - Ent. Scand. Suppl. **29**: 45-49

Pinder, L. C. V. 1978. A key to adult males of the British Chironomidae (Diptera), the non-biting midges. - Freshwat. Biol. Assoc. Sci. Publ. **37**: 1-169

– – & F. Reiss. 1986. The pupae of Chironominae (Diptera: Chironomidae) of the Holarctic region. Keys and diagnoses, p. 299-456. In: Wiederholm, T. (Ed.) Chironomidae of the Holarctic region. Part II. Pupae. - Ent. Scand. Suppl. **19**; **28**: 299-456

Reiss, F. 1972. Die Tanytarsini Chironomidae, Diptera) Südchiles und Westpatagoniens. Mit Hinweisen auf die Tanytarsini-Fauna der Neotropis. - Stud. Neotrop. Fauna **7**: 49-94

– – 1974. Die in stehenden Gewässern der Neotropis verbreitete Chironomidengattung *Goeldichironomus* Fittkau (Diptera, Insecta). - Stud. Neotrop. Fauna **9**: 95-122

Rempel, J. G. 1939. Neue Chironomiden aus Nordostbrasilien. - Zool. Anz. **127**: 209-216

Roback, S. S. 1960. Results of the Catherwood Peruvian-Amazon Expedition. New Species of South American Tendipedidae (Diptera). - Trans. Amer. Ent. Soc. **86**: 87-107

– – 1962. Some new Tendipedidae from the Canal Zone. - Notul. Nat. **355**: 1-10

– – 1971. The adults of the subfamily Tanypodinae (=Pelopiinae) in North America (Diptera: Chironomidae). - Monogr. Acad. Nat. Sci. Philad. **17**: 1-410

– – 1978. The immature chironomids of the eastern United States III. Tanypodinae-Anatopyniini, Macropelopiini and Natarsiini. - Proc. Acad. Nat. Sci. Philad. **129**: 151-202

– – 1979. *Hudsonimyia karelena*, a new genus and species of Tanypodinae, Pentaneurini. - Proc. Acad. Nat. Sci. Philad. **131**: 1-8

– – & W. P. Coffman. 1983. Results of the Catherwood Bolivian-Peruvian Altiplano Expedition Part II. Aquatic Diptera including Montane Diamesinae and Orthocladiinae (Chironomidae) from Venezuela. - Proc. Acad. Nat. Sci. Philad. **135**: 9-79

Rossaro, B. 1979. Confronto tra classificazione filetica e fenetica nel genere *Cricotopus* van der Wulp (Diptera, Chironomidae). - Boll. Soc. Ent. Ital. **111**: 76-82

Saether, O. A. 1969. Some Nearctic Podonominae, Diamesinae, and Orthocladiinae (Diptera: Chironomidae). - Bull. Fish. Res. Bd. Can. **170**: 1-154

– – 1975. Twelve new species of *Limnophyes* Eaton, with keys to Nearctic males of the genus (Diptera: Chironomidae). - Can. Ent. **107**: 1029-1056

– – 1980. Glossary of chironomid morphology terminology (Diptera: Chironomidae). - Ent. Scand. Suppl. **14**: 1-52

– – 1981. Orthocladiinae (Diptera: Chironomidae) from British West Indies, with descriptions of *Antillocladius* n. gen., *Lipurometriocnemus* n. gen., *Compterosmittia* n. gen., and *Diplosmitta* n. gen. - Ent. Scand. Suppl. **16**: 1-46

– – 1990. A review of the genus *Limnophyes* Eaton from the Holarctic and Afrotropical regions (Diptera: Chironomidae, Orthocladiinae). - Ent. Scand. Suppl. **35**: 1-135

Säwedal, L. 1981. Amazonian Tanytarsini II. Description of *Caladomyia* n. gen. and eight new species (Diptera: Chironomidae). - Ent. Scand. **12**: 123-143

Schlee, D. 1968. Vergleichende Merkmalsanalyse zur Morphologie und Phylogenie der *Corynoneura*-Gruppe (Diptera, Chironomidae). Zugleich eine allgemeine Morphologie der Chironomiden-Imago (Male). - Stuttg. Beitr. Naturk. **180**: 1-150

Strenzke, K. 1950. Systematik, Morphologie und Oekologie der terrestrischen Chironomiden. - Arch. Hydrobiol. Suppl. **18**: 207-414

Sublette, J. E. 1964. Chironomidae (Diptera) of Louisiana. I. Systematics and immature stages of some lenitic chironomids of west-central Louisiana. - Tulane Stud. Zool. **11**: 109-150

– – 1966. Type specimens of Chironomidae (Diptera) in the American Museum of Natural History. - J. Kans. Ent. Soc. **39**: 1-32

– – 1967. Type specimens of Chironomidae (Diptera) in the Cornell University Collection. - J. Kans. ent. Soc. **40**: 477-564

– – & M. Sublette 1979. Utilization of Chironomidae (Diptera) as a water quality indicator group in New Mexico. Part II. A synopsis of the Chironomidae of New Mexico. - New Mexico Energy Institute (Las Cruces) **32**: 53-128

Townes, H. K. 1945. The Nearctic species of Tendipedini (Diptera; Tendipedidae (=Chironomidae). - Amer. Midl. Nat. **34**: 1-206

Williston, S. W. 1896. On the Diptera of St. Vincent (West Indies). - Trans R. Ent. Soc. Lond. **3**: 253-276

SPIXIANA	Supplement 20	61-98	München, 01.03.1994	ISSN 0177-7424	ISBN 3-923871-78-3

The adult males of *Parachironomus* Lenz, 1921, from the Neotropical faunal region

(Insecta, Diptera, Chironomidae)

By **Martin Spies, Ernst Josef Fittkau, & Friedrich Reiss**

Spies, M., Fittkau, E. J. & F. Reiss (1994): The adult males of *Parachironomus* Lenz, 1921, from the Neotropical faunal region (Insecta, Diptera, Chironomidae). – Spixiana Suppl. **20:** 61-98

The first regional diagnosis of *Parachironomus* outside of the Holarctis is derived from Neotropical adult males, extending previous definitions of the genus. 18 species are keyed, and 17 described in detail, 14 of which are new: *aberrans, apalai, atroari, camajura, cayapo, guarani, manaos, matapi, mirim, osa, ticuna, tirio, waika,* and *yanomani.* 7 species are briefly diagnosed in the pupal stage, and compared to Holarctic species groups. *Parachironomus supparilis* (Edwards), comb. nov. is regarded a superspecies including *Parachironomus longistilus* syn. nov. and three other variant forms. Its distribution bridges the usual gap between Andean/Patagonian and Guayanan/Brazilian subfaunas. *Parachironomus puberulus* (Edwards) comb. nov. is presented. Within the Neotropical region, only three species pairs, no larger groups are identified. Biogeographic affinities are strongest to the Nearctic. *P. carinatus* (Townes) and *P. directus* (Dendy & Sublette) are the closest relatives outside of the Neotropics.

Martin Spies, Schrämelstr. 151, D-81247 München, Germany.
Prof. Dr. Ernst Josef Fittkau, Münchner Str. 9, D-82057 Icking, Germany.
Dr. Friedrich Reiss, Zoologische Staatssammlung, Münchhausenstr. 21, D-81247 München, Germany.

Introduction

For a long time, systematic studies on South American Chironomidae remained limited to the Andean/Patagonian faunal subregion (e.g. Edwards 1931, Brundin 1966, Reiss 1972). In contrast to the roughly 250 forms discovered there, the number of Chironomid species for tropical South America has been estimated at around 1500 (Fittkau & Reiss 1979), of which little more than a third have been identified, much less validated.

Tab. 1 illustrates the extent, to which *Parachironomus* Lenz represents the status of knowledge on Neotropical Chironomid systematics. Since Hunter's (1900) conspectus, only 5 species have been described, which can be placed in the genus (Edwards 1931; Paggi 1977, 1979). All of these had been collected only in southern, temperate latitudes.

Lenz (1921: 160) established *Parachironomus* on the basis of larval and pupal characters. The first brief diagnosis for ♂♂ imagines was given by Edwards (1929: 338), who placed them as "series 3" in "group E *(Cryptochironomus)*" of *Chironomus (Chironomus)*, but did not include all forms known by then, which are now considered *Parachironomus*. Townes (1945) listed the Nearctic species as belonging to *Harnischia (Harnischia)*.

After several previous attempts remain invalid for various reasons, Beck & Beck (1969: 283) by subsequent designation establish *Chironomus cryptotomus* Kieffer as the type species of *Parachironomus*. Their treatment of species found in Florida includes larval and pupal descriptions. A revision of European male imagines is given by Lehmann (1970).

The three volumes on the Chironomidae of the Holarctis (Wiederholm 1983-1989) introduce comprehensive diagnoses of larvae, pupae, and ♂♂ imagines of the genus for a major faunal region (Pinder & Reiss 1983, 1986; Cranston et al. 1989). The work reported here presents the first summary of *Parachironomus* characters for a continent outside of the Holarctis.

P. robustus Paggi (1979: 50) is included in the key, but not in diagnoses for the genus and species, due to a number of strongly deviating features (for details see "Discussion").

Methods and Morphology

Except where otherwise explained, new species names were chosen to commemorate native Indian cultures of the Amazon region.

To facilitate quick comparisons, values for the standard characters of each species are compiled in table 3. The species descriptions are mostly limited to data not listed in tables, but also repeat those warranting special mention.

Morphological nomenclature follows, as far as possible, Saether (1980) and Oliver & Dillon (in Wiederholm 1989). The following further approaches are noteworthy:

Head. The width of the dorsomedial eye extensions was first applied to *Parachironomus* taxonomy by Paggi (1977), who gives the number of "terminal facets". On the median end of the extension, the pattern of distribution, and number of ommatidia, may vary significantly within a species. Near the transition into the main part of the eye, however, facets were always found in the most dense distribution possible. In this pattern, facet diagonals may be identified extending from ventro-median to dorso-lateral between margins of the eye extension. Consequently, the maximum width of the latter was measured (fig. 1) as the highest number of facets within any of those lateral diagonals reaching the dorsal rim of the eye extension median of an imaginary perpendicular from the inner, frontal corner of the eye to the dorsal margin of the extension. In most cases, dimensions of frontal tubercles could only be given as basal diameters in frontal aspect.

Wing. Paralleling the seam of setae lining the margin of the costa a submarginal row of macrotrichia can be found, whose basal extension proved characteristic in a number of species.

To assess possible variations in the position of RM relative to the wing length, in analogy to the VR (Fittkau 1954) a ratio FV (from German: "Flügel-Verhältnis" = wing ratio) was defined as the length of M (numerator) over the wing length (denominator). Multiplied by 100 the FV gives the distance from RM to the arculus in percent of the wing length.

Legs. Wherever possible, species descriptions attempt to define the range of leg segment sizes by giving values for both the largest (left side of each table entry), and the smallest complete specimen available.

Hypopygium. Special slide mounts in lateral aspect were found extremely valuable in elucidating the 3-dimensional morphology of hypopygial structures. In the figures, the gonocoxite/gonostylus pair closer to the viewer is usually omitted for the sake of clarity.

Tab. 1. Most recent catalogues for Chironomidae of major biogeographic regions, and number of species listed for *Parachironomus* Lenz.

Region	Catalog	*Parachironomus* species
Nearctic	Oliver, Dillon & Cranston 1990	16 *
Neotropical	Hunter 1900	–
Palaearctic	Ashe & Cranston 1990	19
Afrotropical	Freeman & Cranston 1980	7
Oriental	Sublette & Sublette 1973	3
Australasian/Oceanic	Cranston & Martin 1989	2

* Does not include 7 new species from Idaho, USA, given by Gillespie 1974 (Ph.D. thesis)

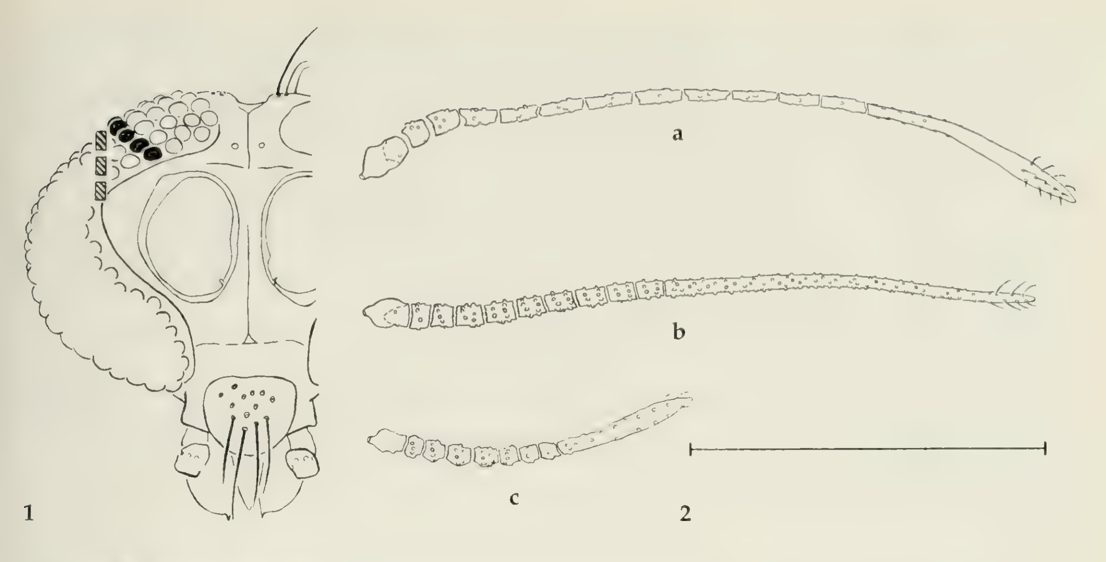


Fig. 1. Head, frontal view. Facet diagonals of dorsomedian eye extension.
Fig. 2. Antennae of Neotropical *Parachironomus* species. a. *aberrans*, spec. nov.; b. *tirio*, spec. nov., normal male; c. *tirio*, ♂ intersex. Scale: 400 µm.

Generic Diagnosis for the Neotropics

Imago ♂

Very small to medium size, wing length 0.8-2.9 mm.

Coloration variable. Base colour (in alcohol preserved specimens) milky, pale yellow or olive to dark brown. Vittae always darker; darkened postnotal areas, preepisternum and pleural spot common. Legs without bands, tendency toward darkening increasing from proximal to distal segments, and from hind to fore leg.

Head. 5-22 temporals in 1 or 2 rows. Eyes bare, with dorsomedian extension containing either 5 or 6 ommatidia in each lateral facet diagonal. Frontal tubercles present or absent. Antenna (fig. 2) with 11 flagellomeres, *aberrans* with 13; AR = 1.0-2.6, *aberrans* = 0.45. Clypeus with 10-26 setae. 5 palpomeres, regularly increasing in length from p_2 to p_5; palpomeres 3-5 comparatively short in *mirim*, $p_3 = p_4$ in *waika*.

Thorax. Antepronotum grooved, not completely cleft. Scutal tubercle present, rarely very low. 4-18 acrostichals, 1 row on each side of median suture, extending from far oral to scutal tubercle. 4-13 dorsocentrals in each simple lateral row. 3-6 prealars each; 2, widely separated, in *mirim*. 2-19 scutellars in 1 or 2 transverse rows, if in 2, then anterior setae fewer and weaker.

Wing. Membrane usually bare, with numerous macrotrichia in *puberulus*, *vistosus*. Veins R, R_1, and at least distal half of R_{4+5} with macrotrichia, only Sc and M always bare; a row of submarginal macrotrichia on C extending from R_{4+5} at least to R_1 *(osa)*, generally to near RM; vein macrotrichia very sparse in *mirim*. C ending at R_{4+5}, R_{2+3} ending within proximal third of distance R_1 to R_{4+5}. M shorter than ½ wing length, FV = 0.38-0.46. Cu longer than M, VR = 1.12-1.35. Squama fringed to bare.

Legs. Apex of fore tibia bearing rounded scale. Mid legs each with 2 tibial combs adjacent, slightly asymmetrical, inner combs wider. Hind tibial combs, 2 per leg, adjacent or narrowly separated, highly asymmetrical, inner combs much wider; hind tibial combs fused in *mirim*. Tibial spurs variable (intraspecifically in *supparilis*), very long to absent, usually 1 spur per comb; outer spur often shorter, on hind tibiae the inner spur set near the end of its comb close to the other comb; tips of spurs often curved; *mirim* with only one spur per leg. LR_1 = 1.45-2.6; LR_2 = 0.5-0.65; LR_3 = 0.6-0.8.

Abdomen. Tergite VIII in one species *(matapi)* with postero-median hump densely covered with strong to medium setae.

Hypopygium. Anal tergite bands of weak V- to Y-type, often separated medially, median longitudinal band long to absent. Caudal region of anal tergite with or without lateral or latero-ventral projections. Anal point size, shape, and region of origin very variable among species. Setation of anal tergite usually extending from around base of anal point to lateral and somewhat ventral, additional dorsomedian setae common; ventralmost setae usually pointing to ventral; *manaos*, *puberulus*, and *vistosus* with conspicuous, separate ventral setal groups.

Superior volsella in dorsal view generally rod-shaped, slender, straight to slightly sinuous; distal part often bending to dorsal, slightly to distinctly widened, sometimes with median extension giving pediform appearance; distal region with two setae arising from bases located in separate, small and shallow to large and deep pits; usually, one pit smaller and in more median, subapical to slightly proximal position; superior volsellae of *tirio* and *atroari* with unique details.

Inferior volsella pubescent, but without setae; rarely reaching beyond anal tergite, with bluntly rounded to fairly acute median to caudal projection. Gonocoxite with 3-5 medio-basal setae.

Gonostylus straight, or turning, curving or bending to median and/or dorsal; basal to distal circumference changes - especially in lateral view - very variable; basal region bare, with few isolated setae, or lateral setal patch extending over entire gonostylus; 2-7 medio-distal setae in often characteristic distribution; 1 subapical dorsal seta present or absent; frequently, 1 of several rows of median setae continuing ventral of medio-distal setae to subapical point on lateral margin of gonostylus.

Key to the male imagines of *Parachironomus* Lenz of the Neotropical faunal region

1. Superior volsella short and thick. Diagonals of dorsomedial eye extension with at most 3 facets. Tibial spurs absent .... *robustus* Paggi
– Superior volsella at least partially slender. Eye extension diagonals of up to 5 or 6 facets .... 2.

2. Lateral diagonals of eye extension containing 5 facets each. Squama with setae. Distal part of gonostylus curving or bending to median .... 3.
– Lateral diagonals of eye extension of 6 facets each. If squama with setae, then gonostylus straight .... 5.

3. Wing macrotrichia on veins only. Frontal tubercles conspicuous .... *supparilis* (Edwards) superspecies !
– Wing membrane with macrotrichia. Frontal tubercles absent .... 4.

4. Anal tergite with prominent caudo-lateral projections (Fig. 36). Superior volsella pediform .... *vistosus* Paggi
– Anal tergite without projections. Superior volsella rod-shaped (Figs 22, 23) .... *puberulus* (Edwards)

5. Anal point very slender, ca. 2/3 of gonostylus in length (Fig. 33). Squama with setae .... *ticuna*, spec. nov.
– Not as above .... 6.

6. Distal part of superior volsella with lateral projection bearing spicules (Figs 34, 35) .... *tirio*, spec. nov.
– Superior volsella without spicules .... 7.

7. Mid and hind tibiae with 1 spur only. Wing veins with very few macrotrichia .... *mirim*, spec. nov.
– Mid and hind tibiae with 2 spurs each. Numerous macrotrichia on R, R_1, R_{4+5} .... 8.

8. Caudal region of anal tergite with ventrolateral projections, reaching far caudal of wide, triangular, dorsal origin of anal point .... 9.
– Not with above combination .... 13.

9. Anal point very wide over entire length. Superior volsella without distal widening, dorso-distal setal pit very small .... *apalai*, spec. nov.

– At least mid region of anal point distinctly narrowed. If distal part of superior volsella little widened, then dorsal setal pit conspicuous .... 10.

10. Anal tergite at most with 3 setae dorsally, on base of anal point. Gonostyli curving to median ...... 11.

– Anal tergite with numerous dorsomedian setae. Gonostyli in dorsal view nearly straight .... 12.

11. Tergite VIII with postero-median setaceous hump. Gonostylus with disto-median dorsal overlap (Figs 16, 17) .... *matapi*, spec. nov.

– Tergite VIII without hump. Gonostyli evenly curving, without disto-median ventral recess .... *camajura*, spec. nov.

12. Superior volsella slender, with smooth surfaces .... *yanomani*, spec. nov.

– Superior volsella distally enlarged, ringed by folds below dorsal setal pit (Figs 6, 7) .... *atroari*, spec. nov.

13. Gonostylus somewhat truncate, abruptly narrowing beyond subapical dorsal peak (Figs 10, 11, 13, 14) .... 14.

– Distal region of gonostylus tapering slightly and gradually .... 15.

14. Dorsomedian setae of anal tergite forming a patch. Superior volsella distally widened (Fig. 13). Base of gonostylus with lateral seta .... *guarani*, spec. nov.

– Dorsomedian setae of anal tergite in pair of rows (Fig. 10), or very sparse. Superior volsella without widening. Base of gonostylus bare .... *cayapo*, spec. nov.

15. Antenna with 13 flagellomeres (Fig. 2a). Squama with setae .... *aberrans*, spec. nov.

– Antenna with 11 flagellomeres. Squama bare .... 16.

16. Anal tergite without dorsal setae, in ventromedian position with a conspicuous pair (Fig. 15b) .... *manaos*, spec. nov.

– Not with above combination .... 17.

17. Base of anal point very broad, reaching far beyond anal tergite (Fig. 37). Costal submarginal macrotrichia extending basally past RM .... *waika*, spec. nov.

– Base of anal point not as above. Costal submarginals extending from R_{4+5} to R_1 .... *osa*, spec. nov.

Parachironomus aberrans, spec. nov.

Figs 2a, 3

Etymology. The name has been chosen to represent the occurrence of antennae with 13 flagellomeres, a feature so far unique in the whole *Harnischia* complex of genera.

Imago ♂ (compare table 3)

Size. Small, body length estimated at ca. 3 mm (n=1), wings missing on holotype.
Colour (in Canada balsam). Thorax dark olive brown, vittae and parts of postnotum slightly darker.
Head. Postocular regions largely broken off, temporals probably partially missing; antenna (fig. 2a) with 13 flagellomeres exhibiting relatively few setal bases; segments 4-12 each significantly longer than those of any other *Parachironomus* studied; palpi partially missing.
Wings. Missing; 2 squamals (squama attached to thorax).
Legs. Only two segments of hind leg preserved. fe = 640, ti = 650 µm; tibial spurs broken off.
Hypopygium (Fig. 3). Anal tergite bands of Y-type; median longitudinal band thin, not connected to

transversals. Caudal region of anal tergite without lateral projections. Anal point slender, distal part little widened; anal tergite with 14 setae: dorso-caudally, around base of anal point, and caudo-laterally to ventrally; in ventral position, a row of three setae on each side (as illustrated for *P. directus* by Dendy & Sublette (1959), Fig. 13).

Superior volsella tapering from stout base to slender, straight stem; distal part slightly widened, projecting to median; setal pits of about even size, situated disto-laterally and proximo-medially on distal part of superior volsella.

Inferior volsella with blunt projection more mesal than caudal, not reaching beyond caudal tergite. Gonocoxite with 3 medio-basal setae.

Gonostylus almost straight, comparatively long and slender, apex moderately pointed; gonostylus with 2 long setae basally, 5 medio-distal setae, and 1 subapical dorsal seta.

Types. Holotype: ♂ imago, Venezuela, ca. 100 km W of Caracas, kinon, August 1962, leg. E. J. Fittkau. Slide mounted in Euparal (Zoologische Staatssammlung, München - ZSM).

Distribution and ecology. The single specimen was skimmed off the surface of a small, concrete reservoir. Because of its very poor condition (partial decay before sample collection), its original habitat is considered unclear.

Remarks

The hypopygium of *aberrans* is very similar to that of *Parachironomus directus* (Dendy & Sublette 1959: 514), so far known only from several southern USA states. The apex of the gonostylus appears more blunt in *directus*, the anal point slightly longer and without distal widening.

For a detailed comparison, published descriptions of *directus* (Dendy & Sublette 1959, Beck & Beck 1969) were studied, as well as a reference slide mount in the collection of the ZSM (USA, New Mexico, Eddy County, Harroun Canal, Pecos River, at light, 18/5/1979, collector unknown, from the collection of Prof. J. E. Sublette). Apart from the number of flagellomeres, and the above mentioned hypopygial traits, no further reliably separating characters could be found.

Within the *Harnischia* complex of genera, intraspecific variation of the number of flagellomeres so far has only been encountered in connection with parasite-induced intersexuality (compare "Remarks" to *P. tirio*). The flagellomeres of *aberrans* also differ in shape and setation from those known for other *Parachironomus*. On the other hand, no evidence exists for potential erroneous misassociation of body parts on the holotype mount. Therefore, *Parachironomus aberrans* is established here as a species separate from *directus* based on its unique antennal structures.

Differential diagnosis. *Parachironomus aberrans* differs from all other known species in its genus by possessing antennae with 13 flagellomeres. Within the Neotropics, the combination of squamae with setae, and an anal point shorter than $^1/_2$ the length of the gonostylus is distinctive. In contrast to the Nearctic *P. directus* (Dendy & Sublette), *aberrans* shows a more pointed apex of the gonostylus, and a slight distal widening of the anal point.

Parachironomus apalai, spec. nov.

Figs 4, 5

Imago ♂ (compare table 3)

Colour (in Canada balsam). Base colour brownish olive, vittae brown.

Legs. Lengths of segments in µm:

	fe	ti	ta_1	ta_2	ta_3	ta_4	ta_5
P_1	490	320	700	345	260	200	80
P_2	460	390	225	115	80	45	25
P_3	520	490	350	180	150	80	40

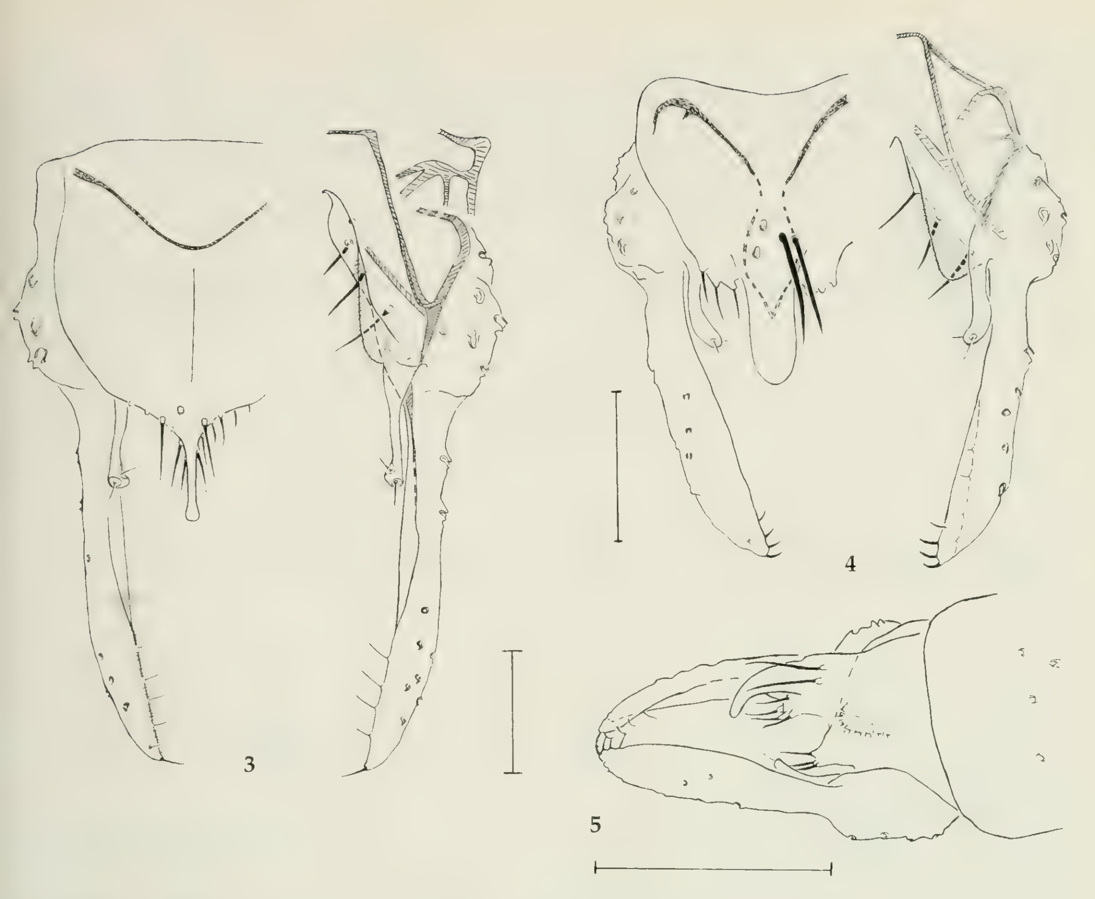


Fig. 3. *Parachironomus aberrans*, spec. nov. Hypopygium, dorsal view. Scale: 50 µm.
Figs 4-5. *Parachironomus apalai*, spec. nov. Hypopygium. 4. Dorsal view. 5. Lateral view. Scales: 50, 100 µm.

Hypopygium (Figs 4, 5). Anal tergite bands of unique type (Fig. 4), in dorsal view embracing dorsomedian setae of anal tergite, and meeting inside base of anal point. Caudal region of anal tergite with lateral projections. Anal point in dorsal view originating anterior of caudal margin of anal tergite; very broad from slightly wider base to smoothly rounded apex; anal point in lateral view (Fig. 5) with basal lobe, curving to deeply ventral distally. Anal tergite with 4 dorsomedian setae, 3 setae arising from bases markedly protruding from basal lobe of anal point, and 3 setae on each lateral projection.

Superior volsella slender, somewhat sinuous; distal region not distinctly widened, curving slightly to median; setal pits small and shallow, situated on opposite sides (dorsal and ventral) of distal part of volsella.

Inferior volsella with moderately pointed medio-caudal projection. Gonocoxite with 3 medio-basal setae.

Gonostylus stout, almost straight, narrowest at base, and little widening in either dorsal or lateral aspect; distal half of stylus with dorso-median contour overlapping ventro-median contour; basal region without setae; 4 medio-distal setae, 1 subapical dorsal seta.

Types. Holotype: ♂ imago, Brazil, Pará, Rio Parú de Oeste, Mission Tiriyos, at light, 29/3/1962, leg. E. J. Fittkau. Slide mounted in Canada balsam, to be deposited at INPA, Manaus, Brazil.

Originally, the hypopygium had been mounted in lateral orientation. After drawing the specimen in this aspect, the medium was re-softened in a xylene chamber, and the hypopygium rotated into its present dorsal aspect position.

Distribution. The only known specimen was taken at about 400 m altitude, in the northern Amazon peripheral region, near the border with Surinam.

Remarks

The holotype of *apalai* represents only the second *Parachironomus* species so far collected in the upper Rio Parú region. All other samples taken there contained *P. tirio* exclusively. In this context, it is interesting to note, that both the holotype of *apalai*, and the vast majority of specimens of *tirio* in these collections taken at lights, were found to contain a Nematode parasite.

In light of the possible consequences of parasitism discussed in the "Remarks" to *P. tirio*, the character data derived from the single individual of *P. apalai* must be considered preliminary.

Differential diagnosis. The shape of the anal point, which is very wide over its entire length, distinguishes *apalai* from all other *Parachironomus* known so far.

Parachironomus atroari, spec. nov.

Figs 6, 7

Imago ♂ (compare table 3)

Colour (in alcohol). Appears strongly faded in all specimens seen. Thorax pale yellowish brown; darkening of vittae and postnotal areas faintly noticeable. Legs uniformly pale whitish.

Legs. Lengths of segments in µm:

	fe	ti	ta_1	ta_2	ta_3	ta_4	ta_5
P_1	715/640	440/390	960/840	480/445	370/340	280/265	125/120
P_2	640/570	560/475	310/285	170/150	130/110	70/ 65	45/ 40
P_3	730/640	690/620	505/445	230/225	210/195	130/115	70/125

Tibial spurs comparatively very long, up to about five times the height of associated tibial comb. Hind legs with tips of spurs on longer combs bent outward.

Hypopygium (Figs 6, 7). Anal tergite bands of V- or Y-type; median longitudinal band, if present, with caudal split embracing most proximal dorsomedian setae of anal tergite. Caudal region of anal tergite with lateral projections. Anal point in dorsal view originating anterior of caudal margin of anal tergite; base broadly triangular, wider at origin than moderately widening distal part; stem of anal point in lateral view (Fig. 7) as wide (on a dorso-ventral axis) as base; ventral contour of stem with several notches, meeting ventral side of distal widening near ventral end of the latter; anal point directed straight to caudal, only disto-dorsal widening part bending obliquely to ventral. Anal tergite with ca. 20-35 (n=4) setae: dorsomedially, around base of anal point, and dorsally to ventrally on caudo-lateral projections of anal tergite.

Superior volsella stout, widest in distal part; stem directed straight to caudal, distal part in lateral view (Fig. 7) bending to dorsal at about right angle to stem; distal part ringed with conspicuous folds below large and deep disto-dorsal setal pit; median pit at base of distal part of volsella.

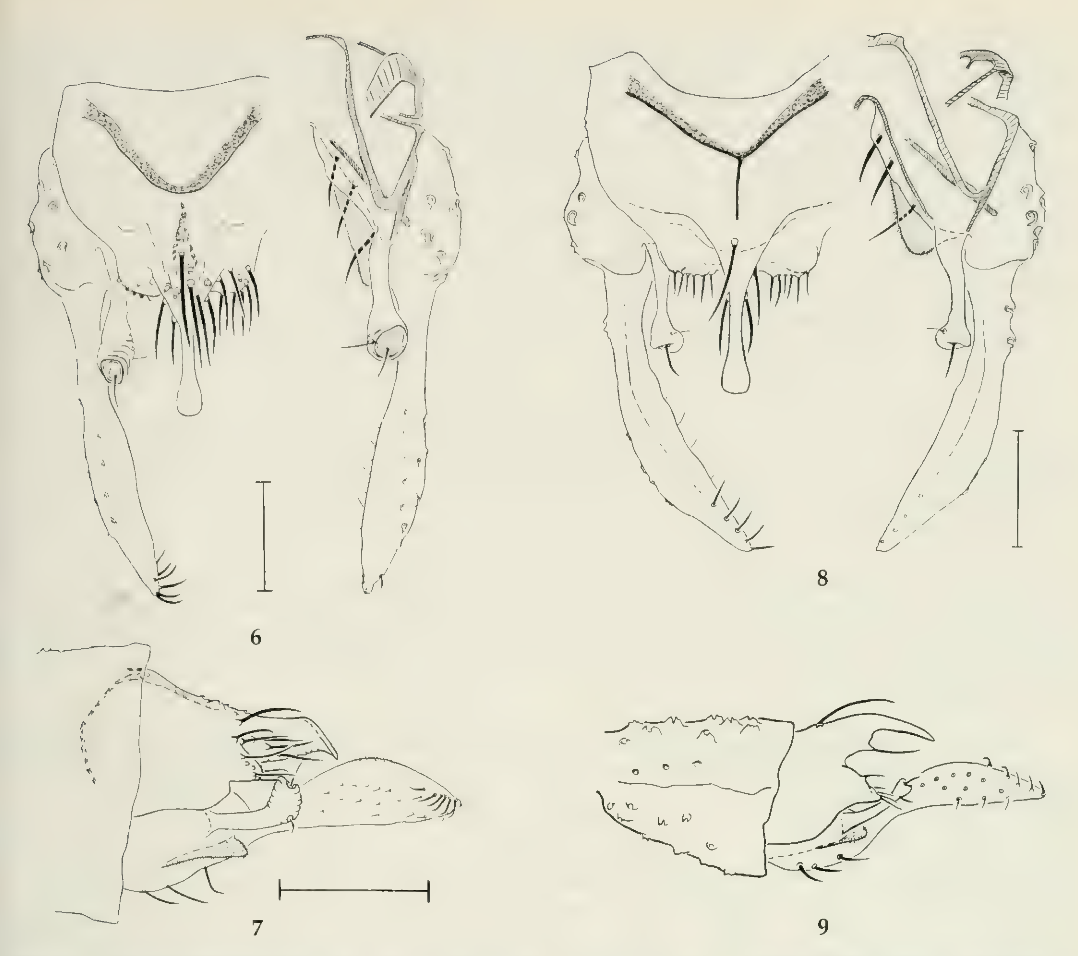
Inferior volsella with moderately to fairly acute medio-caudal projection, occasionally reaching beyond anal tergite. Gonocoxite with 3 medio-basal setae.

Gonostylus narrowest just distal of base, in dorsal view only little widening in distal half; in lateral view (Fig. 7) with midsection widening, and moderately pointed apex; narrow base part of gonostylus without lateral setae; 6-8 medio-distal setae, 1 subapical seta in lateral position.

Types. Holotype: ♂ imago, Brazil, Amazonas, Ilha do Careiro, Paraná da Terra Nova, ca. 2 km above mouth, at light, 15/3/1961, leg. E. J. Fittkau, slide mounted in Canada balsam (to be deposited at INPA, Manaus, Brazil). - Paratypes (Brazil, Amazonas). 1♂ imago, Rio Negro, "just below confluence of Igarapé Bica", 23/6/1961, leg. E. J. Fittkau; 1♂ imago, locus typicus, all data as for holotype; 3♂♂ imagines, Ilha do Careiro, Lago do Rei, at light on a boat, 28/9/1959, leg. Sioli-Sattler, slide mounted in Canada balsam (ZSM).

Further record. Brazil, Amazonas, lower Rio Madeira, Paraná Madeirinha, 11/9/1960, leg. E. J. Fittkau.

Distribution and ecology. The few collection sites are all located near larger bodies of water within a limited central Amazon lowland area around Manaus.



Figs 6-7. *Parachironomus atroari*, spec. nov. Hypopygium. 6. Dorsal view. 7. Lateral view. Scales: 50, 100 µm.
Fig. 8-9. *Parachironomus camajura*, spec. nov. Hypopygium. 8. Dorsal view. 9. Lateral view. Scales: 50, 100 µm.

Differential diagnosis. *Parachironomus atroari* joins a group of species with caudo-lateral projections of the anal tergite. Among these forms, *atroari* stands out by its distally stout superior volsellae ringed with conspicuous folds.

Parachironomus camajura, spec. nov.
Figs 8, 9

Imago ♂ (compare table 3)

Colour (in alcohol). Thorax faintly brownish olive, vittae and postnotum (often weakly) light brown; legs mostly pale, 1 specimen with brownish fore tarsi.

Legs. Lengths of segments in µm:

	fe	ti	ta_1	ta_2	ta_3	ta_4	ta_5
P_1	550/470	335/285	745/640	375/310	275/240	195/165	85/75
P_2	450/410	415/375	235/205	120/ 90	85/ 65	45/ 40	30/30
P_3	560/480	560/470	365/305	185/140	150/115	85/70	45/40

Hypopygium (Figs 8, 9). Anal tergite bands of Y-type; anal tergite with caudal projections, lateral and ventral of base of anal point; lateral corners of projections each with another low dorsal lobe. Anal point in

dorsal view originating far anterior of caudal contour of anal tergite; base of anal point long, triangular; distal part of anal point moderately widened; anal point in lateral view (Fig. 9) with weak anal lobe, stem and distal part a long, little narrowing spur pointing almost straight to caudal. 1 long seta dorsally on base of anal point, and 2-3 setae on prominent papillae arising from basal lobe of anal point; ventro-lateral projections of anal tergite each with 4-6 setae, including one on dorsal sublobe.

Superior volsella weakly sinuous; stem very slender; distal part enlarged, with median protrusion; disto-dorsal setal pit shallow; second pit on proximal side of median protrusion of distal part of volsella, small to indistinct.

Inferior volsella with blunt medio-caudal projection, not reaching beyond caudo-lateral protrusions of anal tergite. Gonocoxite with 3 medio-basal setae.

Gonostylus curving to median, narrowest slightly distal of base, midsection widened in lateral view; proximal half of stylus with only 1-2 strong lateral setae, and 5-6 medio-distal setae, situated on dorsal edge of apical region; subapical dorsal seta absent.

Types. Holotype: ♂ imago, Colombia, Meta, Mozambique, at light, 6/3/1971, leg. S. S. Roback (ZSM). - Paratypes (Brazil): 1♂ imago, Amazonas, Lago Cabaliana at Manacapurú, in vegetation, 9/11/1971, leg. F. Reiss; (Mato Grosso): 1♂ imago and 3♂♂ hypopygia, Igarapé Garapu, upper reaches ("at camp I"), at light, 24-27/8/1965, leg. E. J. Fittkau; 1♂ imago, hypopygium lost, Rio 7. Setembro, at light, 28/8/1965, leg. E. J. Fittkau. All type material slide mounted in Euparal (ZSM).

Distribution and ecology. The few known specimens of *P. camajura* have been collected from two peripheral regions of Amazonia, and from a central Amazon várzea lake of mixed water type. These findings indicate that *camajura* is distributed throughout the tropical lowlands of northern South America, but does not develop in biotopes extremely poor in electrolytes. For limnological data see Roback & Nieser (1974; locus typicus), and Reiss (1976).

Differential diagnosis. Among the species with caudo-lateral projections of the anal tergite, *camajura* is distinguished by dorso-lateral sublobes of these projections, and by gonostyli curving evenly to median from just distal of their bases.

Parachironomus cayapo, spec. nov.

Figs 10-12

Imago ♂ (compare table 3)

Colour (in alcohol). Base colour pale to olive; head and vittae usually brownish.

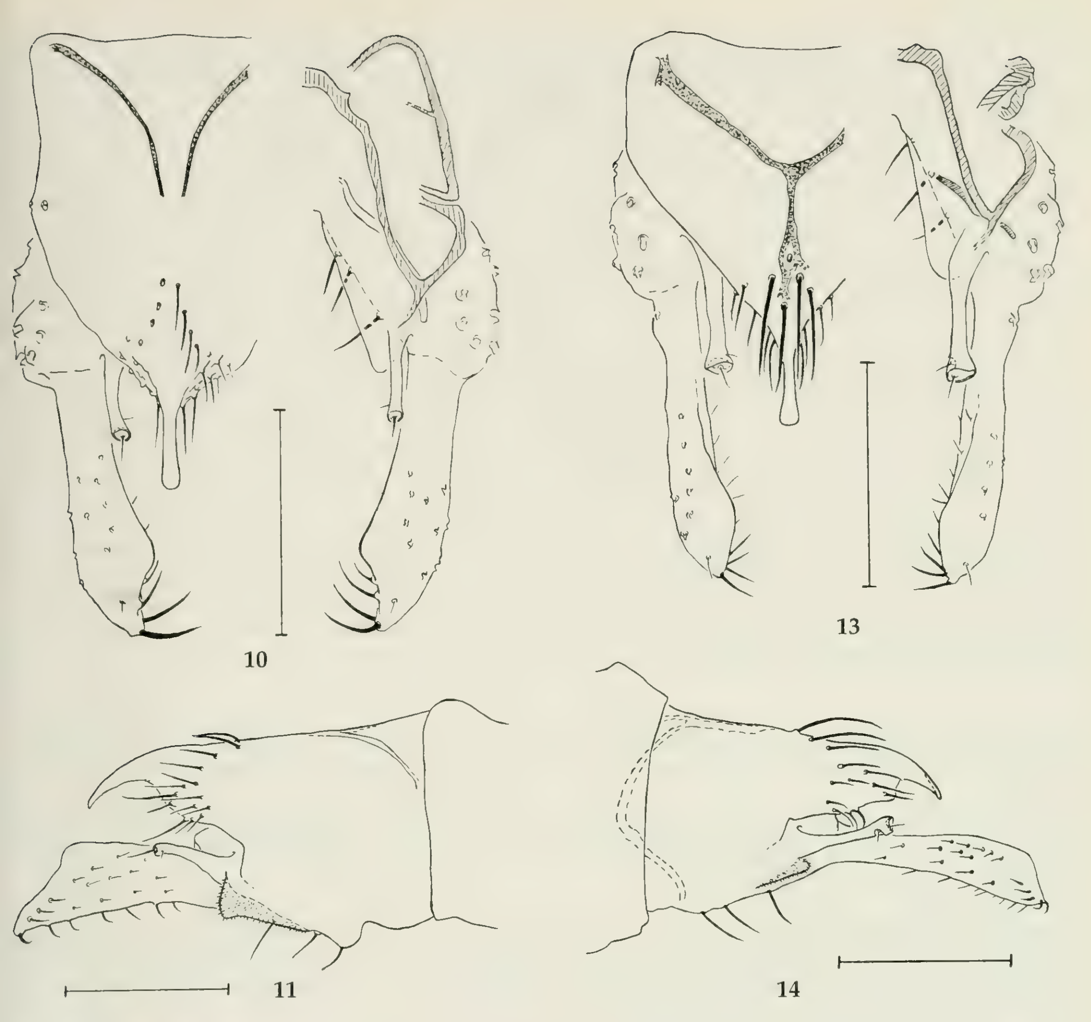
Legs. Lengths of segments in µm:

	fe	ti	ta_1	ta_2	ta_3	ta_4	ta_5
P_1	770/610	480/380	1010/820	490/410	370/310	280/230	120/100
P_2	680/535	600/490	340/280	160/190	120/100	70/ 60	45/ 35
P_3	790/620	750/590	550/445	260/210	220/180	120/100	60/ 60

Hypopygium (Figs 10, 11). Anal tergite bands usually forming an open "V", short median longitudinal band rarely present. Caudal region of anal tergite without lateral projections. Anal point originating from or near caudal margin of anal tergite, slender, with little distal widening; anal point in lateral view (Fig. 11) with at most low basal lobe, dorsal and ventral contours evenly curving to ventral. Anal tergite with ca. 15-30 setae, dorsomedian setae usually in pair of opposite rows, laterally running into patches from base of anal point to lateral and ventral; single specimens from Costa Rica and Surinam with only 2 dorsomedian setae in isolated anterior position.

Superior volsella very slender, straight, directed to caudal or - sometimes only 1 per specimen - oriented to median, paralleling caudo-lateral margin of anal tergite; distal part of volsella not widened; disto-dorsal setal pit distinct, median pit small, usually in distinctly proximal position.

Inferior volsella with moderately to fairly acute caudal projection, sometimes reaching slightly beyond anal tergite. Gonocoxite with 3 medio-basal setae.



Figs 10-11. *Parachironomus cayapo*, spec. nov. Hypopygium. 10. Dorsal view. 11. Lateral view. Scales: 100 µm.
Figs 13-14. *Parachironomus guarani*, spec. nov. Hypopygium. 13. Dorsal view. 14. Lateral view. Scales: 100 µm.

Gonostylus narrowest at base, straight, widening to prominent dorso-median lobe just proximal of apex; gonostylus in lateral view (Fig. 11) comparatively wide on dorso-ventral axis, and with protruding disto-dorsal hump; basal region without lateral setae; 3-4 medio-distal setae, leading from apical, protruding knob into a field of weaker medio-basal setae; 1 subapical dorsal seta.

Types. Holotype: ♂ imago, Colombia, Meta, Mozambique, at light, 6/3/1971, leg. S. S. Roback. Slide mounted in Euparal (ZSM).

Paratypes: 1♂ imago, Costa Rica, Osa, Rancho Quemado, at light, October 1990, collector unknown, from coll. H. W. Riss; 1♂ imago, Surinam, Paramaribo, 17-21/8/1969, leg. N. Nieser. Slide mounted in Euparal (ZSM). - Brazil, leg. E. J. Fittkau - Amazonas: 1♂ imago, Cachoeira Castanha, off Rio Negro ca. 80 km above Manaus, at light, 29/12/1960; 1♂ imago, Rio Negro, "opposite refinery few km from Rio Solimões", at light, 17/3/1961; 1♂ imago, Rio Solimões, 20 km above Igarapé Uarini, at light, 4/9/1961; 1♂ imago, Rio Solimões, 15-20 km below Coari, kinon, 14/9/1961; 1♂ imago, Paraná Madeirinha, at light on boat, 11/11/1960; 3♂♂ imagines, Rio Madeira, ca. 2 hs. before confluence Amazonas, at light, 29/11/1960; - Pará: 2♂♂ imagines, Santarém, inside Hotel Oriental, at light, January 1961; 1♂ imago, Rio Tapajós, near Barra do São Manuel, at light, 13/1/1961; 1♂ imago, lower Rio Tocantins near Marabá, 5/11/1960. Slide mounted in Canada balsam (ZSM). - 5♂♂ imagines, Brazil, Pará, Rio Amazonas, port of Alenquer, at light on boat, 8 P.M., 15/7/1946, leg. Sioli. Slide mounted in Canada balsam (ZSM).

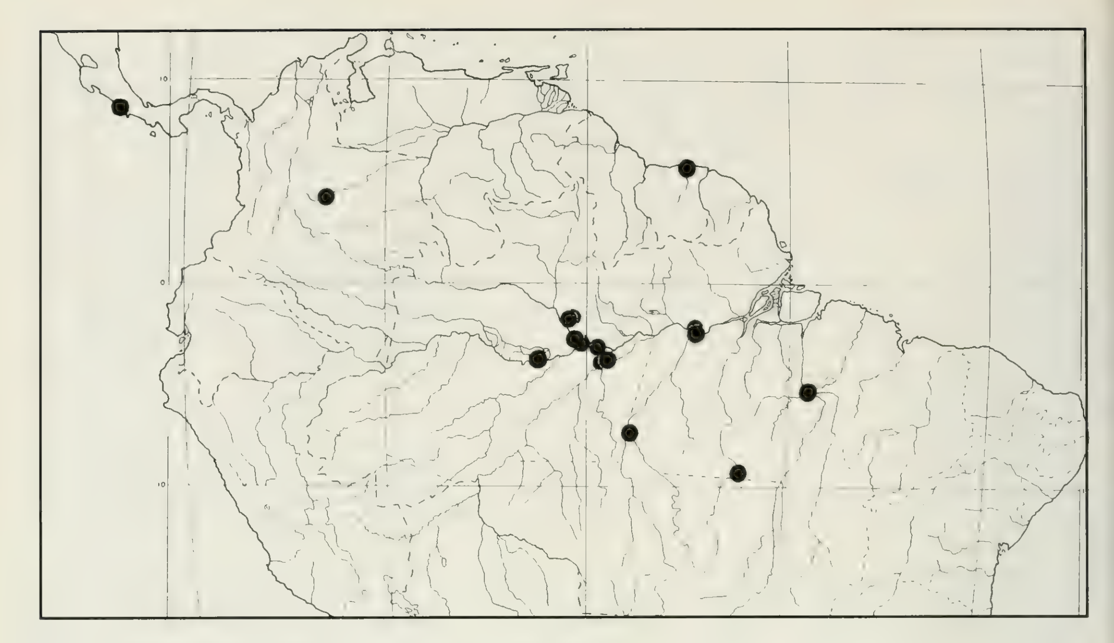


Fig. 12. *Parachironomus cayapo*, spec. nov. Distribution map.

Further records (Brazil, leg. E. J. Fittkau, at light): Amazonas: Rio Preto, Tiririca, at light, 7/7/1962; lower Igarapé do Cachoeira, 27/7/1965; Igarapé do Cachoeira, at confluence Rio Cuieiras, 29/7/1965; Rio Madeira, Borba, 23/10/1965; - Mato Grosso: Igarapé Garapu, "near camp I", 24-27/7/1965.

Distribution (Fig. 12) and ecology. According to the above records, *P. cayapo* may be distributed not only throughout tropical South, but even into Central America. The variety of ecotypes represented does not allow any ecological interpretations.

Differential diagnosis. The truncate shape of the gonostylus separates *cayapo* from all other Neotropical *Parachironomus* species except *guarani* and *ticuna*. Among the latter, *cayapo* is recognized by the combination of squamae without setae, anal point shorter than $^1/_2$ gonostylus length, and superior volsellae without distal widening.

Parachironomus guarani, spec. nov.

Figs 13, 14

Imago ♂ (compare table 3)

Colour (in alcohol). Base colour milky to pale olive; vittae, fore legs from tips of femora, mid legs beginning with ta_2, and hind legs beginning with ta_3: brownish olive.

Legs. Lengths of segments in µm (values on right: holotype):

	fe	ti	ta_1	ta_2	ta_3	ta_4	ta_5
P_1	660/560	420/360	890/740	500/400	380/300	280/230	120/110
P_2	600/510	510/430	330/270	170/130	120/110	70/ 60	40/ 35
P_3	700/590	700/570	510/430	260/200	220/180	130/100	70/ 55

Hypopygium (Figs 13, 14). Anal tergite bands of Y-type, median connection usually weak; longitudinal band often distally forming a mesh around bases of proximal dorsomedian setae of anal tergite, but entire band occasionally weak or absent. Caudal region of anal tergite without lateral projections. Anal point originating from caudal margin of anal tergite, slender, with slight to moderate apical widening; anal point

in lateral view (Fig. 14) with basal lobe, and (mostly dorsal contour) curving to ventral. Anal tergite with ca. 15-25 setae, distributed over a patch dorsomedially, around base of anal point, and laterally to ventrally.

Superior volsella straight to slightly bent, directed to caudal, with generally distinct distal widening; both distal setal pits conspicuous, median pit in only slightly subapical position; rim of disto-dorsal pit sometimes with hint of proximo-lateral projection.

Inferior volsella with moderately acute caudal projection, not reaching beyond caudal margin of anal tergite. Gonocoxite with 3 medio-basal setae.

Gonostylus narrowest beyond base bearing 1-2 lateral setae, straight, widest just proximal of bluntly pointed apex; distal region in lateral view (Fig. 14) appearing more or less roundedly truncate; 4-5 medio-distal setae, arranged in a row curving from apex of gonostylus toward dorsal; 1 subapical dorsal seta in fairly lateral position.

Types. Holotype: ♂ imago, Brazil, Amazonas, Paraná da Terra Nova, "ca. 2 km from mouth", at light, 15/3/1961, leg. E. J. Fittkau, slide mounted in Canada balsam (to be deposited at INPA, Manaus, Brazil). - Paratypes: Brazil, Amazonas, leg. E. J. Fittkau - 2♂♂ imagines, Rio Negro, just below confluence Igarapé Bicá, kinon, 23/6/1961; 1♂ imago, Rio Solimões, near confluence Rio Takana, at light, 15/8/1961; 5♂♂ imagines, all data same as Holotype; 3♂♂ imagines, Paraná Madeirinha, at light, 12/9/1960; 1♂ imago, Rio Tupani, "at 2nd surveying station", 14-15/9/1960; 1♂ imago, Rio Luna Acu, "sampling station 22", at light, 25/9/1960. Slide mounted in Canada balsam (ZSM). - Brazil, Amazonas - 1♂ pupa, lower Rio Solimões, Lago do Calado at Manacapuru, 1968, leg. W. Junk; 1♂ imago, lower Rio Solimões, Lago do Calado at Manacapuru, mass rearing from sediment sample, 30/1/1972, leg. F. Reiss; 1♂ imago, Paraguay, Rio Ypané, at light, 28/9/1985, leg. K. Boettger. Slide mounted in Euparal (ZSM).

Further records (Brazil, Amazonas, leg. E. J. Fittkau): Rio Solimões, ca. 15 km below Coari, at light, 13/9/1961; Rio Madeira, Caranapatuba, 20/10/1965; Bolivia, Beni savanna, 13° S, 220 m altitude, /2/1980, leg. U. Nolte.

Distribution and ecology. *P. guarani* has been collected near larger bodies of water in the central Amazonian lowland region near Manaus, Brazil. The only exceptions so far are one specimen each from Rio Ypané, Paraguay, and the Beni savanna of Bolivia.

One male pupa, and one adult male have been reared out of sand and clay sediment taken at 30 cm depth from an inundated meadow at Lago do Calado on the lower Rio Solimões.

Remarks

A high proportion of the specimens of *P. guarani* examined each contained a Nematode in the abdomen. The discussion of possible consequences on character data given in the "Remarks" to *P. tirio* also applies to the values listed for *guarani*.

Differential diagnosis. The truncate gonostylus separates *guarani* from all Neotropical *Parachironomus* except *cayapo* and *ticuna*. Among the latter, *guarani* may be identified by the following combination: Squama bare, anal point shorter than 1/2 length of gonostylus, superior volsellae with distal widening.

Parachironomus manaos, spec. nov.

Fig. 15

Imago ♂ (compare table 3)

Colour (in Euparal). Base colour light olive brown, vittae darker. Head: Frontal tubercles not discernible, frontal area damaged. Clypeus with few setae (13) relative to body size.

Legs. Lengths of segments in µm:

	fe	ti	ta_1	ta_2	ta_3	ta_4	ta_5
P_1	700	460	–	–	–	–	–
P_2	595	555	315	160	105	60	40
P_3	700	615	555	305	245	140	65

Hypopygium (Fig. 15). Anal tergite bands near Y-type, but all bands widely separated medially, and longitudinal band very weak. Caudal region of anal tergite without lateral projections. Anal point originating from caudal margin of anal tergite, slender, with narrow base and little distal widening. Anal tergite with 11 setae: 1 on each side of base of anal point, 3-4 laterally to ventrally, and 1 pair of large setae in ventromedian positions (Fig. 15b), situated on an apparent ledge posterior of the entrance to the inner genital area.

Superior volsella slightly sinuous, distinctly narrowing from stout base, and with distal widening; proximo-lateral rim of distal setal pit drawn out into low, rounded lobe; median pit in subapical position; dorsal surface of distal region of volsella with short, longitudinal striations.

Inferior volsella with moderately acute caudal projection, not reaching beyond anal tergite. Gonocoxite with 3 medio-basal setae.

Gonostylus straight, narrowest in mid region, but width in dorsal aspect varying little, distal region appears widened on dorso-ventral axis; basal region with 1 lateral seta; 5 medio-distal setae, 1 subapical dorsal seta in disto-lateral position.

Types. Holotype: ♂ imago, Brazil, Amazonas, lower Igarapé do Cachoeira, at light, 27/7/1965, leg. E. J. Fittkau, slide mounted in Euparal (to be deposited at INPA, Manaus, Brazil).

Ecology. For information on the type locality, see Walker (1987).

Differential diagnosis. *Parachironomus manaos* is recognized by the following combination of characters: Anal tergite without lateral projections, lacking setae in dorsal positions, but with a conspicuous ventral pair situated on an apparent ledge posterior to entrance of inner genital area.

Parachironomus matapi, spec. nov.

Figs 16, 17

Imago ♂ (compare table 3)

Colour (in alcohol). Thorax yellow to golden brown, darkening of vittae and postnotum often weak or absent. Legs (holotype) yellowish brown proximally, fore tibia and proximal half of basitarsus brownish, distal half of ta_1 and ta_{2-5} brown; on mid legs ta_{1-3} brownish, ta_{4-5} brown; ta_{4-5} of hind legs brownish.

Legs. Lengths of segments in µm:

	fe	ti	ta_1	ta_2	ta_3	ta_4	ta_5
P_1	595/470	360/260	790/600	400/290	300/245	205/165	90/80
P_2	510/410	440/330	260/195	120/ 90	85/ 65	50/ 40	35/25
P_3	585/455	570/435	380/275	190/140	160/120	85/ 65	45/35

Abdomen. Tergite VIII with medio-caudal hump (Fig. 17) densely covered with medium long setae, and partially overlapping tergite IX.

Hypopygium (Figs 16, 17). Anal tergite bands of Y-type. Caudal region of anal tergite with lateral projections. Anal point in dorsal view originating far anterior of caudal margin of anal tergite; broad, triangular base making up about half of length of anal point; distal part of anal point comparatively long and wide; anal point in lateral view (Fig. 17) with basal elevation above level of tergite IX, moderately arched, with basal lobe and a ventro-median support for dorsally widening distal part ("T-beam" principle). Anal tergite without dorsomedian setae; 3-4 setae around each side of base of anal point; each caudo-lateral projection of anal tergite with 3-4 setae.

Superior volsella slender, straight, with slightly widened distal part terminating in a tapering median projection. Disto-dorsal setal pit shallow; median seta originating in usually very deep excavation of disto-median volsellar projection.

Inferior volsella with moderately acute caudal projection, reaching beyond caudo-lateral lobes of anal tergite. Gonocoxite extending almost as far beyond anal tergite as superior volsella, with 3 medio-basal setae.

Gonostylus narrowest at base, mid section in lateral view (Fig. 17) moderately widened; distal half of stylus with dorso-median contour progressively overlapping ventro-median contour; proximal half with only 1-2 strong lateral setae; 6-7 medio-distal setae, the 4 apical ones closer together; subapical dorsal seta absent.

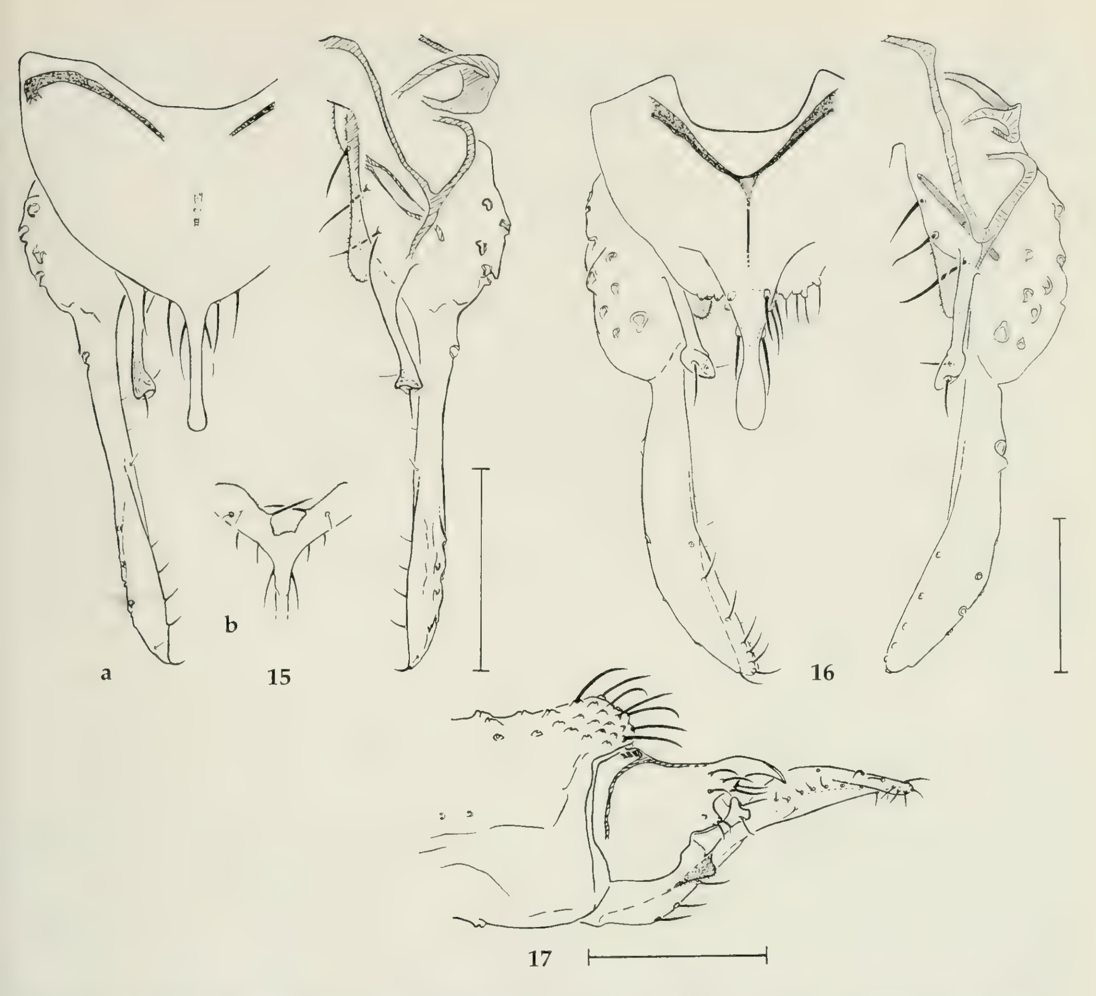


Fig. 15. *Parachironomus manaos*, spec. nov. Hypopygium. a. dorsal view; b. ventral view, detail. Scale: 100 µm. Figs 16-17. *Parachironomus matapi*, spec. nov. Hypopygium. 16. Dorsal view. 17. Lateral view. Scales: 50, 100 µm.

Types. Holotype: ♂ imago, Ecuador, Rio Napo, Laguna Añango, 0°32' S, 76°27' W, at light, 7/9/1988, leg. C. J. Otto, in Euparal (ZSM). - Paratypes: 1♂ imago, Brazil, Território do Rio Branco, Laguna de Magalhães, hand net, 7/12/1971, leg. F. Reiss; (Brazil, Amazonas): 1♂ imago, lower Rio Solimões, Lago do Calado at Manacapurú, mass rearing of sediment sample, 30/1/1972, leg. F. Reiss; 1♂ pupa, Rio Itu, "30 min. above Acampamento II", drift, 14/2/1962, leg. E. J. Fittkau; 1♂ imago, Igarapé Banheiro Mestrinho, km 50 of road to Itacoatiara, kinon, 16/5/1962, leg. E. J. Fittkau, in Euparal; 1♂ hypopygium, Rio Preto, Tiririca, at light, 7/7/1962, leg. E. J. Fittkau; 1♂ imago, Rio Negro, Ilha Mararà, at light, 8/2/1962, leg. E. J. Fittkau; 6♂♂ imagines, lower Rio Madeira, Paraná Madeirinha, at light, 12/9/1960, leg. E. J. Fittkau; 3♂♂ imagines, Rio Tupani "at 2nd surveying point", at light, 14-15/9/1960, leg. E. J. Fittkau, in Canada balsam (all ZSM).

Further material examined (Brazil, Amazonas, leg. E. J. Fittkau): Rio Itu, at light, 11/2/1962; lower Igarapé do Cachoeira, at light, 27/7/1963; Igarapé do Cachoeira at mouth, at light, 29/7/1963.

Distribution and ecology. The records point to a widely spread Amazonian distribution. Probable source habitat types include central Amazon white water, as well as extremely electrolyte-poor conditions. Reiss (1973) gives specific conductance values around 5 μS_{20} for a rain-fed depression laguna of the Roraima savannas. One male adult has been reared from sand and clay sediment taken at 30 cm depth from an inundated meadow at Lago do Calado on the lower Rio Solimões.

Differential diagnosis. *P. matapi* is the only known species of its genus bearing a postero-median, setaceous hump on abdominal tergite VIII. The combination of caudo-lateral projections of the anal tergite, and wide anal point with very short narrow midsection is also unique.

Parachironomus mirim, spec. nov.

Figs 18, 19

Imago ♂ (compare table 3)

Size. Very small; wing length 0.79-0.93 mm (M=0.85; n=7), for specimens parasitized by Nematodes (refer to "Remarks") 0.73-0.78 mm (M=0.775; n=6).

Colour (in alcohol). Base colour olive brown, vittae, caudal $^2/_3$ of postnotum, median anepisternal spot, and preepisternum brown; fore legs and joints between femora and tibiae brown, sometimes mid tarsi 2-5 and hind tarsi 4 and 5 also slightly darkened.

Head. Frontal tubercles usually indistinguishable, but minute humps present on a few specimens. Antennae always with 11 flagellomeres, but often with reduced setation and widened terminal segment; AR = 1.03-1.25 (M=1.12; n=7), for parasitized males 0.62-0.90 (M=0.75; n=7). Palpomeres 3-5 comparatively very short.

Wing. Costal submarginal row absent; only very few vein macrotrichia, on R and distal end of R_{4+5}. FV = 0.42-0.43 (n=2); for one parasitized specimen FV = 0.42; VR = 1.21-1.25 (n=2); one parasitized individual with VR = 1.20.

Legs. Lengths of segments in µm:

	fe	ti	ta_1	ta_2	ta_3	ta_4	ta_5
P_1	– /315	190/170	445/405	250/220	195/180	130/120	60/55
P_2	330/315	270/245	155/140	65/ 65	45/ 45	30/ 30	25/25
P_3	370/350	350/310	270/225	140/120	125/110	70/ 60	40/40

LR_1 = 2.16-2.59 (M=2.34; n=5); for parasitized specimens LR_1 = 2.24-2.48 (M=2.38, n=3). LR_2 = 0.56-0.63 (M=0.59; n=7), one parasitized specimen with LR_2 = 0.57. LR_3 = 0.67-0.77 (M=0.725; n=6), one parasitized specimen with LR_3 = 0.73. Hind tibial combs fused, bearing only one tibial spur per leg.

Hypopygium (Figs 18, 19). Transversal anal tergite bands very short and far apart medially, longitudinal band absent. Caudal region of anal tergite with lateral projections. Anal point in dorsal view originating near caudal margin of anal tergite, very slender distal of moderately wide, triangular base, with little apical widening; anal point in lateral view (Fig. 19) without distinct basal lobe, pointing straight to caudal, with little apical curving to ventral. Anal tergite with 8-15 setae, dorso-laterally to below base of anal point.

Superior volsella short and stout, slightly widening distally, in dorsal view directed to caudal, in lateral view with distal part bent to dorso-caudal; disto-dorsal setal pit deep, median pit located at base of distal part of volsella.

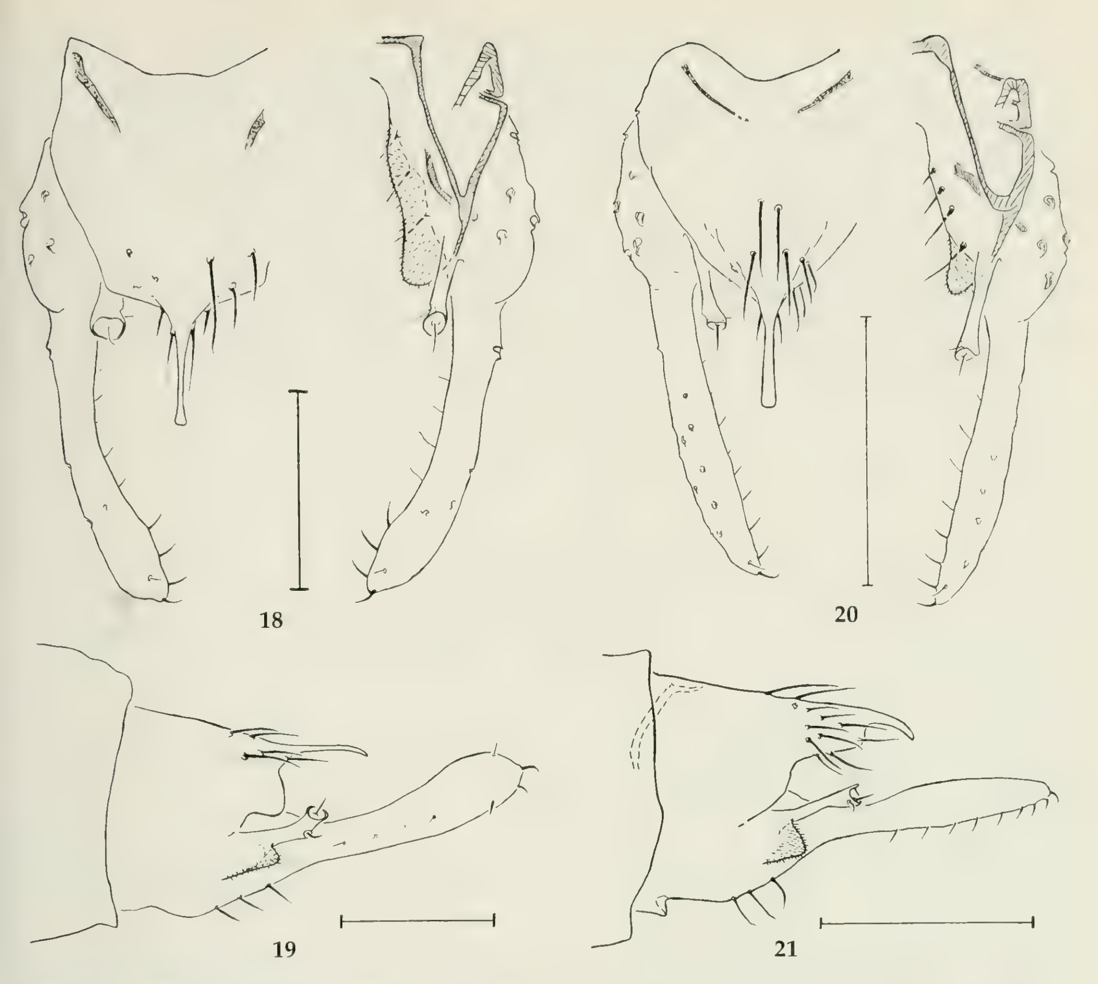
Inferior volsella with blunt to moderately pointed caudal projection, not reaching beyond anal tergite. Gonocoxite with 3 medio-basal setae.

Gonostylus narrowest beyond base bearing 1 lateral seta, smoothly curving to medio-dorsal, with slight widening just proximal of bluntly pointed apex; 4 medio-distal setae, 1 subapical dorsal seta.

Types. Holotype: ♂ imago, Brazil, Amazonas, Igarapé Cachoeira, near mouth, at light, 26/11/1962, leg. E. J. Fittkau, slide mounted in Canada balsam (to be deposited at INPA, Manaus, Brazil).

Paratypes (Brazil): at light, leg. E. J. Fittkau - Amazonas: 1♂ imago, Igarapé Cachoeira, at confluence Rio Cuieiras, 300 m downstream of type locality, 23/11/1962; 10♂♂ imagines, Rio Tarumãzinho, several km below Sucuuba, 16-17/11/1962. Slide mounted in Canada balsam (ZSM). - Amazonas: 1♂ imago, lower Igarapé Cachoeira, 27/7/1965; 1♂ imago, Igarapé Cachoeira, at confluence Rio Cuieiras, 300 m downstream of type locality, 23/11/1962. - Mato Grosso: 1♂ imago, Lago Cameiura, N of Hukula, 18/9/1965. Slide mounted in Euparal (ZSM). - 1♂ imago, Amazonas, lower Rio Cuieiras, 22/7/1971, leg. F. Reiss. Slide mounted in Euparal (ZSM).

Further records: 1♂ pupa, Brazil, Amazonas, Rio Negro, 2 km below Tapuruquara, kinon, 6/2/1963, leg. E. J. Fittkau.



Figs 18-19. *Parachironomus mirim*, spec. nov. Hypopygium. 18. Dorsal view. 19. Lateral view. Scales: 50 µm.
Figs 20-21. *Parachironomus osa*, spec. nov. Hypopygium. 20. Dorsal view. 21. Lateral view. Scales: 100 µm.

Distribution and ecology. *P. mirim* has mostly been collected in a small central Amazon lowland area NW of Manaus, Brazil, near streams and rivers carrying rather black (organic acid rich) waters. For information on the limnology and ecology of these streams, see Walker (1987). The only exception to this pattern is a single specimen from the upper Rio Xingu area on the southern Amazon periphery. Lago Cameiura holds water of the clear, crystalline type, its shallow, sandy litoral was found covered with a fine layer of mud.

Remarks

In several of the samples taken of *P. mirim*, all specimens collected each contained one Nematode in the abdomen. The character data given above show significant reductions in the AR and, to a lesser extent, wing lengths of the parasitized individuals. Although table 3 gives only data for apparently normal males, the potential influence of parasitism (compare "Remarks" to *P. tirio*) should be kept in mind.

Differential diagnosis. The most distinguishing features of *P. mirim* are the very low number of macrotrichia on veins of the wing, single spurs on each mid and hind tibia, and an anal point extremely slender and almost entirely straight.

Parachironomus osa, spec. nov.

Figs 20, 21

Etymology. The name refers to the Osa peninsula, Costa Rica, harbouring the so far only collection sites of this species.

Imago ♂ (compare table 3)

Colour (in alcohol). Thorax base colour olive, vittae and postnotal patches brown. Abdomen and legs pale, only fore legs brownish from tips of femora to ta_5.

Head. Temporals in a single row. Frontal tubercles small to indistinguishable. Third palpomere comparatively long.

Wings. Submarginal row of setae on costa not reaching much further basal than R_1.

Legs. Lengths of segments in µm:

	fe	ti	ta_1	ta_2	ta_3	ta_4	ta_5
P_1	610	380	790	440	350	–	–
P_2	520	450	290	140	90	60	40
P_3	600	610	440	210	195	120	60

Hypopygium (Figs 20, 21). Transversal anal tergite bands short, fading far apart medially. Caudal region of anal tergite without lateral projections. Anal point long and slender, originating somewhat antero-dorsal of caudal margin of anal tergite; base moderately wide, triangular; distal region not markedly widened; anal point in lateral view (Fig. 21) with basal lobe, beyond the latter a slender spur, moderately curving to ventro-caudal. Anal tergite with ca. 15-25 setae: dorso-medially, around base of anal point, and laterally to ventrally.

Superior volsella slender, pointing straight to caudal; distal part little to moderately enlarged; disto-dorsal setal pit assuming all of distal surface; median pit smaller, in only slightly subapical position; proximo-lateral rim of distal setal pit often drawn out into a low rounded projection.

Inferior volsella with comparatively narrow base and moderately acute caudal projection. Gonocoxite with 4 medio-basal setae.

Gonostylus narrowest near base, but with only little widening in either dorsal or lateral view; immediate basal region without setae, but dorso-lateral setae reaching far basally; 4-5 medio-distal setae in a continuous row with slightly weaker medio-basal setae; 1 subapical dorsal seta.

Types. Holotype: ♂ imago, Costa Rica, Osa, Rio Riyito, at light, January 1991, collector unknown, from coll. H. W. Riss, mounted in Euparal (ZSM). - Paratypes (Costa Rica, Rancho Quemado, collectors unknown, from coll. H. W. Riss): 3♂♂ imagines, September 1990; 2♂♂ imagines, November 1990; 1♂ imago, "Riyito", November 1990; 1♂ imago, "trampa II", December 1990, in Euparal (ZSM and in coll. M. Spies).

Distribution. *P. osa* so far has only been collected in light traps near several small streams of the Osa peninsula on the Costa Rican pacific coast.

Differential diagnosis. *Parachironomus osa* may be characterized by the absence of squamal setae, lack of caudo-lateral projections of the anal tergite, a straight gonostylus almost even in circumference throughout its length, and a slender anal point without distal widening.

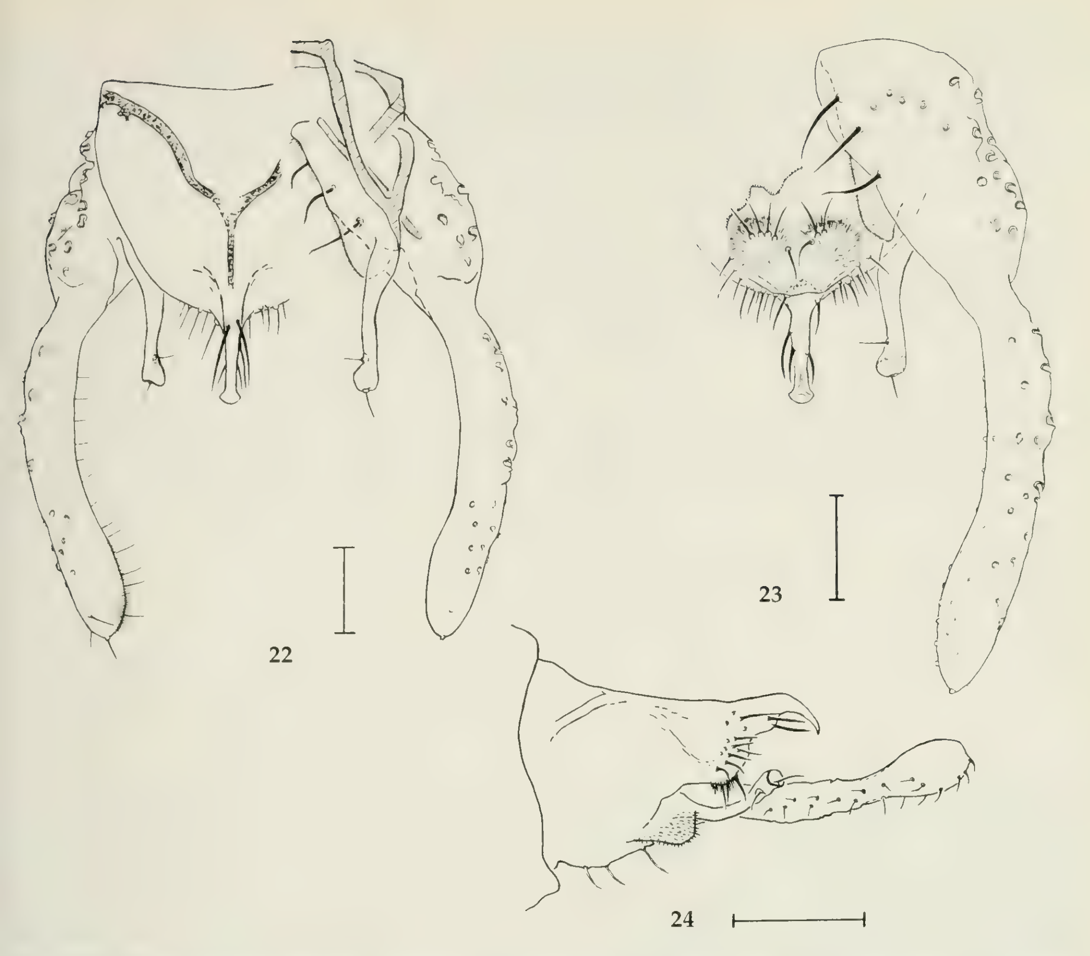
Parachironomus puberulus (Edwards), comb. nov.

Figs 22-25

Chironomus (Cryptochironomus) puberulus Edwards, 1931: 321

Imago ♂ (compare table 3)

The wing length of ca. 2.7 mm, given by Edwards (l.c.) for the dried and pinned holotype, was not nearly reached by any of the new specimens (1.70-2.21, M=1.99 mm; n=7).



Figs 22-24. *Parachironomus puberulus* (Edwards). Hypopygium. 22. Dorsal view. 23. Ventral view. 24. Lateral view. Scales: 50, 50, 100 µm.

Colour (after Edwards 1931). Thorax yellowish; vittae, postnotum (except at base), lateral ends of antepronotal lobes, median anepisterna II, preepisternum reddish brown to brown. Legs brownish, fore tibiae and -tarsi slightly darker. Abdomen olive, caudal margins of tergites 1-4 with narrow, dark brown lateral bands. Apices of gonostyli yellowish.

Head. Chilean specimen with 22 temporals, Bolivia (n=5): 12-17.

Wing. Argentina, Chile: membrane with numerous macrotrichia in all cells from r_{4+5} to an; veins (except Sc and M) also with macrotrichia, over almost their entire lengths; submarginal row on C extending to near arculus; 5-6 squamals. Bolivia: membrane macrotrichia only in cells r_{4+5} to m_{3+4}; veins Cu, Cu_1, and An without macrotrichia; submarginals on C not extending basally past RM; 6-12 squamals.

Legs. Lengths of segments in µm (left: Bolivia / right: Chile):

	fe	ti	ta_1	ta_2	ta_3	ta_4	ta_5
P_1	745/700	620/500	975/900	530/500	405/375	305/280	135/110
P_2	685/680	660/610	390/350	240/210	165/145	105/ 90	70/ 65
P_3	825/780	870/810	690/610	340/345	300/275	170/155	90/ 80

Hypopygium (Figs 22-24). Anal tergite bands of Y-type, median connection often weak. Caudal region of anal tergite without lateral projections, but appearing indented dorso-laterally on each side of base of anal point. Anal point in dorsal aspect originating dorsal and anterior of anal tergite caudal margin, in lateral view (Fig. 24) with basal lobe; apical part slightly widened, curving to ventral. Anal tergite with ca. 15-20

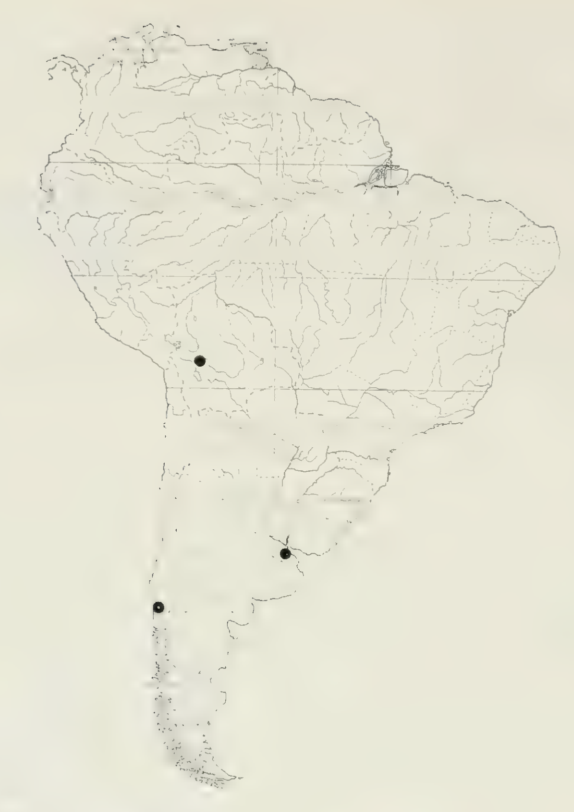


Fig. 25. *Parachironomus puberulus* (Edwards). Distribution map.

(Argentina, Chile) or 30-35 setae (Bolivia): dorso-medially, around base of anal point, but mainly caudo-laterally; in ventral position (Fig. 23) a pair of circular cushions, densely covered with macrotrichia, and each bearing 3-5 setae pointing ventrally.

Superior volsella slender, curving from slightly median direction basally to dorsal and caudal; distal part slightly widened. Distal setal pit shallow (ARG, CHI; Fig. 22), or distinct (Fig. 24); median setal pit anterior of widened distal part of volsella.

Inferior volsella with bluntly rounded caudal projection, not reaching beyond margin of caudal tergite. Gonocoxite with 3 medio-basal setae.

Gonostylus narrowest at base, and slightly widened subapically; lateral contour rather evenly arched; dorso- to ventro-lateral surface rugose, and bearing numerous long to medium setae; 6-7 medio-distal setae, merging into almost equally strong medio-basal ones. 1 subapical dorsal seta in relatively lateral position; around the medio-distal stylus setae an area of up to 5 µm long macrotrichia.

Types. Holotype: ♂ imago, Argentina, Buenos Aires, San Isidro, 21/10/1926, leg. F. & M. Edwards. No other types designated. The hypopygium of the dried and pinned holotype has been separately mounted in Euparal, between two cover slips fastened to a cardboard carrier which was then stuck on the holotype pin (BMNH).

Further material examined: 2♂♂ imagines, Chile, Los Lagos, Rio Cruces at "Las Molinas" near Valdivia, in riparian vegetation, 11/11/1969, leg. F. Reiss; 11♂♂ imagines, Bolivia, side arm of reservoir between Oruro and Cochabamba, altitude ca. 3000 m, kinon, 14/7/1976, leg. E. J. Fittkau.

Distribution (Fig. 25) and ecology. The new records for *P. puberulus* raise more questions about the distributional limits of this species.

Edwards (l.c.) does not give the exact location, nor his collecting method, for the holotype. His "San Isidro" probably means a northern part of the city of Buenos Aires, situated on the Rio de la Plata. The

Chilean specimens were swept from riparian vegetation in a freshwater area influenced by tide induced water level fluctuations.

The Bolivian sample, taken from a reservoir at about 3000 m altitude in an area bare of vegetation, contained one ♂ imago of *P. supparilis* var. *longistilus*, which, like *puberulus*, has also been found in Buenos Aires province, Argentina.

Remarks

The Bolivian specimens - taken in surface drift, and appearing not fully hardened - differ from the southern records in several character details, most notably the depth of the distal setal pit on the superior volsella, and the extent of setation on the anal tergum and wing membranes. However, in light of the present knowledge these differences are not felt to warrant establishment of a separate taxonomic entity for the high Andean form.

Differential diagnosis. The occurrence of macrotrichia on cell membranes of the wing separates *puberulus* from all Neotropical *Parachironomus* but *vistosus*. In contrast to the latter, *puberulus* is lacking caudolateral lobes of the anal tergite, and pediform superior volsellae, but showing a unique ventral pair of pubescent pillows each bearing a group of ventrally oriented setae.

Parachironomus supparilis (Edwards), comb. nov.

Figs 26-32

Chironomus (Cryptochironomus) supparilis Edwards, 1931: 313
Parachironomus longistilus Paggi, 1977: 200. Syn. nov.

Note

P. supparilis is considered a superspecies in the sense of Mayr (e.g. 1975). Within its known morphological spectrum, four differing forms have been identified: *supparilis* sensu Edwards, *longistilus* after Paggi (1977), and the new variations *valdiviensis* and *centralis*. Table 2 compares these superspecies components'

Table 2. Character data for *Parachironomus supparilis* superspecies components.

character (♂ imago)	*supparilis* sensu Edwards	*valdiviensis* var. nov.	*longistilus* sensu Paggi *	*longistilus* Brazil	*centralis* var. nov.
wing length [mm]	2.30-2.88 (M=2.48; n=7)	1.85-2.08 (M=2.03; n=3)	1.6-2.5 (x=2.08; n=19)	1.27-1.50 (M=1.35; n=4)	1.25-1.88 (2)
temporals	18-21	10-15	12-19	12-22	–
frontal tubercles [µm]	∅ 3-5	∅ 3-4	LxW 10-23 x 10-15	LxW 10 x 6	–
AR	1.99-2.60 (M=2.24; n=8)	2.19-2.37 (M=2.24; n=3)	2.0-2.30 (n=6)	2.06-2.43 (M=2.24; n=6)	–
clypeus setae	14-15	17-21	14-22	16-17	18-20
palpomere lengths 2-5 [µm]	50,110,140,195	50,105,145,210	40,115,155,185	35,95,130,180	35,90,120,170
acrostichals	12-13	12-14	9-16	12-14	12-16
dorsocentrals	12-13	8-9	9-13	7-10	10
prealars	3-4	3-5	4	3-4	3-6
scutellars	9-10	12-13	12-16	8-10	6-12
FV	0.38-0.42 (8)	0.41-0.42 (2)	0.44	0.42-0.45 (4)	0.42-0.45 (2)
VR	1.18-1.31 (8)	1.23-1.35 (2)	1.14-1.18 (5)	1.14-1.22 (4)	1.15-1.19 (2)
squamals	9-21 some submarginal	5-7	5-15	4-6	3-6
LR_1	1.65-1.74 (M=1.66; n=6)	1.71-1.79 (2)	1.49-1.61 (M=1.58; n=3)	1.73-1.78 (M=1.75; n=4)	1.65
LR_2	0.49-0.52 (2)	0.52-0.53 (2)	0.49-0.54 (3)	0.53-0.59 (5)	0.57
LR_3	0.66-0.70 (3)	0.70-0.75 (2)	0.69-0.75 (3)	0.76-0.79 (3)	0.70
tibial spurs	rel. short to absent	normal	normal	normal	normal

* Data combined from Paggi (1977) and own observations (underlined)

observed characters outside of the hypopygium. To illustrate extensions to the *longistilus* ranges, the new Brazilian records are listed separately. Figures 26-31 give outlines of the key hypopygial structures.

The following description contains attributes not listed in tables 2 or 3, and repeats the most notable differences between the variant forms. For each character, statements refer to *supparilis* sensu stricto and all other superspecies components not separately mentioned.

Imago ♂

Colour. Head dark to blackish brown, incl. antennae and palpi. Thorax base colour brown; dorsal area between vittae (with the exception of a median, orally pointing triangle immediately anterior of scutellum), scutellum, oral margin of postnotum, median anepisterna II, preepisternum dark brown; vittae, margins of scutellum, postnotum (except at base) blackish brown. Legs brown, forelegs sometimes darker than others. Abdomen brown; caudal margins of tergites 1-4 darker; most dorso-median setal bases surrounded by areas of little pigmentation. *Valdiviensis, longistilus* (Argentina): similar pattern, but slightly lighter, abdomen (and sometimes thorax) with greenish tint. *Longistilus* (Brazil), *centralis*: base colour milky to golden brown, darkened pattern similar, but often faint.

Head. Frontal tubercles hemispherical. *Longistilus*: frontal tubercles about twice as long as wide. *Centralis*: unknown.

Wing. Some squamals originating from submarginal positions (*supparilis* only).

Legs. Lengths of leg segments in µm (left: *supparilis*, Chile, Laguna Diana; right: *centralis*, Brazil, Rio Solimões):

	fe	ti	ta_1	ta_2	ta_3	ta_4	ta_5
P_1	870/580	690/445	1140/735	600/390	450/290	295/200	130/105
P_2	830/545	780/450	380/255	250/135	185/ 95	115/ 55	75/ 45
P_3	990/600	1060/620	695/435	410/230	345/210	180/ 80	85/ 65

Tibial spur length varying among localities (*supparilis* only), the largest spurs little longer than double comb height; specimens from Lago Futalaufquén (ARG) show no spurs at all.

Hypopygium (Figs 26-31). Anal tergite bands of Y-Type, median connection often weak; median longitudinal band reaches almost to base of anal point (*supparilis* only, others with bands of V- to broken Y-type). Caudal region of anal tergite without lateral projections. Anal point slender; base and apex in dorsal view slightly wider. In lateral view (Fig. 27) with basal lobe, slender, slightly curving to ventral. Anal tergite with field of ca. 15-20 setae dorsomedially, around base of anal point, and laterally.

Superior volsella (Figs 26, 27, 31e) - often abruptly - narrowing from base, pointing caudally without bending to dorsal; distal part little widened. 2 distinct setal pits; 1 usually spanning the width of the disto-dorsal area, the other in medio-ventral position. *Valdiviensis* (Fig. 31d), *longistilus* (Fig. 31c): Distal part distinctly enlarged, volsellae often appearing pediform with median projection, if so, dorsal setal pit decidedly narrower than width of projection. *Centralis* (Figs 31a,b): Distal part not widened, in lateral view appearing flat rather than globose. Dorsal setal pit comparatively shallow to indistinct.

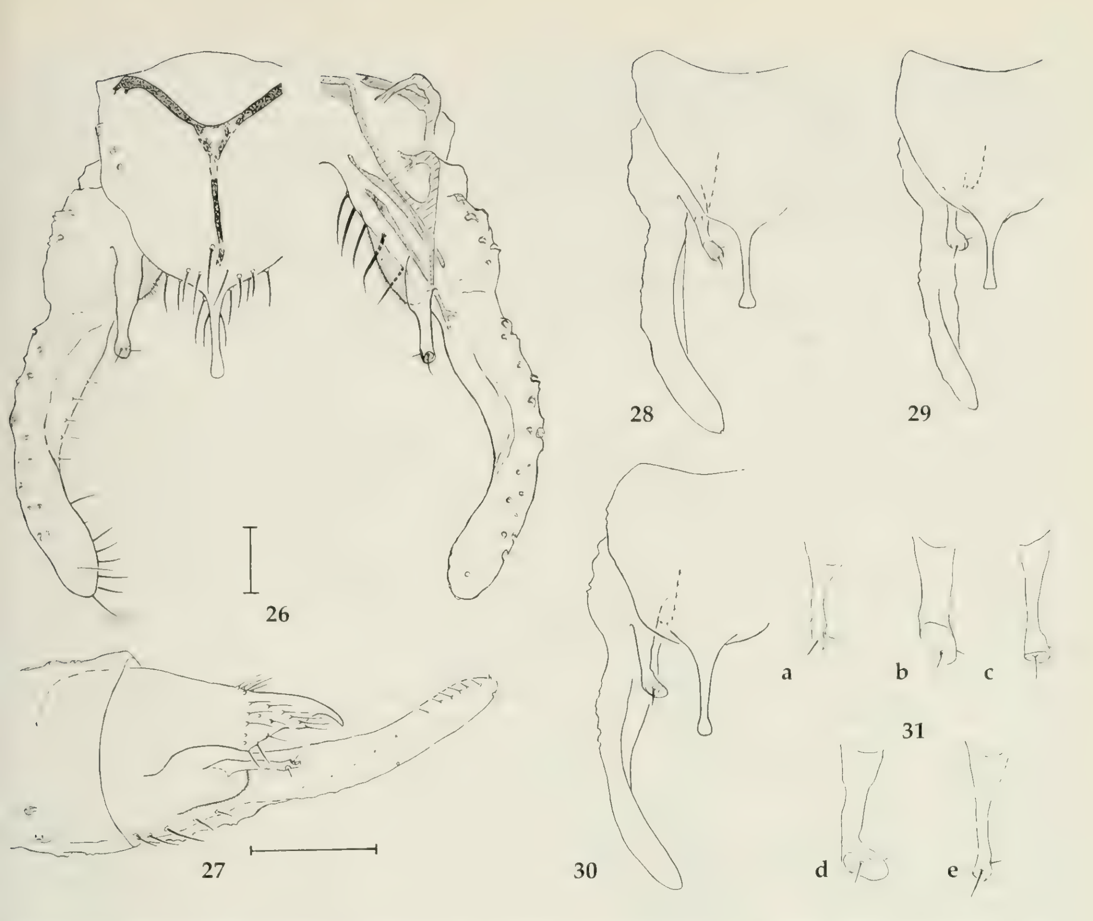
Inferior volsella with moderately pointed caudal projection, reaching at most slightly beyond caudal tergite. Gonocoxite with 3-5 medio-basal setae.

Gonostylus with basal constriction, relatively stout and straight proximal part, and narrower end curving to median and slightly dorsal. Apex bluntly rounded. Entire dorso- to ventro-lateral surface rugose and bearing numerous long to medium setae. 4-7 medio-distal setae. 1 subapical dorsal seta. *Valdiviensis* (Fig. 30): distal, curving part comparatively slender. *Longistilus* (Fig. 29): Gonostylus not curving to dorsal, and little to median, more uniform in circumference. *Centralis* (Fig. 28): Gonostylus lacking dorsal curving, basally wider than in *longistilus*.

Types. Holotype: ♂ imago, Argentina, Neuquén, Nahuel Huapi national park, Lago Correntoso, 18-25/11/1926, leg. F. W. Edwards. The hypoppygium of the dried and pinned holotype has been separately mounted in Euparal, between two cover slips fastened to a cardboard carrier which was then stuck on the holotype pin (BMNH).

The paratypes - 2 ♂♂ imagines, data see holotype; 1 ♂ imago, Argentina, Rio Negro, San Carlos de Bariloche, date unknown, leg. F.W. Edwards (BMNH) - have not been seen in this study.

Further material examined: *supparilis*: Argentina - 1 ♂ imago, Rio Negro, Lago Nahuel Huapi near San Carlos de Bariloche, in vegetation, 14/12/1969, leg. F. Reiss; 2 ♂♂ imagines, Chubut, Los Alerces national park, Lago



Figs 26-27. *Parachironomus supparilis* (Edwards) var. *supparilis*. Hypopygium. 26. Dorsal view, holotype. 27. Lateral view, Tierra del Fuego. Scales: 50, 100 µm.

Fig. 28. *Parachironomus supparilis* (Edwards) var. *centralis*, Rio Solimões. Hypopygium, dorsal view.

Fig. 29. *Parachironomus supparilis* (Edwards) var. *longistilus*, Belém area. Hypopygium, dorsal view.

Fig. 30. *Parachironomus supparilis* (Edwards) var. *valdiviensis*, Peulla. Hypopygium, dorsal view.

Fig. 31. *Parachironomus supparilis* (Edwards). Superior volsellae. a. var. *centralis*, Amazonas; b. var. *centralis*, Rio Grande do Sul; c. var. *longistilus*, Mato Grosso; d. var. *valdiviensis*, Valdivia; e. *supparilis* s. str., Chubut.

Futalaufquén, mouth of Arroyo H. Yrigoyén, 31/12/1985, in flight, leg. M. Spies; 1♂ imago, Tierra del Fuego, Rio Ewan (S), at "puente justicia" (bridge of national road no. 3), swarm, 18/1/1986, leg. M. Spies; 1♂ imago, 1♂ pupa, Tierra del Fuego, Tierra del Fuego national park, outlet of Lago Roca to Canal Beagle, swarm/ drift, 15/1/1986, leg. M. Spies; Chile, Ultima Esperanza - 1♂ imago, Laguna Diana, ca. 35 km E of Puerto Natales, in vegetation, 1/1/1971, leg. F. Reiss; 1♂ imago, outlet of Lago Balmaceda to Golfo A. Montt, ca. 26 km S Puerto Natales, in swarm of *Hilarempis* (Diptera, Empididae), 9/1/1986, leg. M. Spies. - *valdiviensis*: Chile, Los Lagos - 1♂ imago, Lago Todos los Santos, near hotel at Peulla, in flight, 2/12/1969, leg. F. Reiss; 5♂♂ imagines, Valdivia, pond on campus of Universidad Austral, "sample of imagines"/drift, 10/11/1969, leg. F. Reiss. - *longistilus*: holotype ♂ imago, Argentina, Buenos Aires province, district Chascomús, Arroyo Vitel, reared from benthos assoc. with *Ceratophyllum demersum*, 14/10/1975, leg. A.C. Paggi; 1 paratype ♂ imago, Arroyo San Felipe, other data see *longistilus* holotype; both permanent type mounts seen distributed over two microscope slides each, neither including the thorax. - Bolivia, 1♂ imago, side arm of reservoir between Oruro and Cochabamba, altitude ca. 3000 m, kinon, 14/7/1976, leg. E.J. Fittkau; Brazil (leg. E.J. Fittkau), Amazonas - 5♂♂ imagines, Rio Madeira at Paraná Madeirinha, at light, 11,12/9/1960; Pará - 3♂♂ imagines, Rio Cururu, at Missão do Cururu, at light, 12/1/1961; 10♂♂ imagines, Rio Tapajós, near Barra do São Manuel, at light, 13/1/1961; 1♂ imago, 2 pupal exuviae, 1 larva, Igarapé Cavallo, at Quatipuru, reared from submerged algae/grass, 7-9/4/1963; 1♂ imago, 2 pupal exuviae, Campo da Ponta Grande, near Quatipuru, reared, 8-11/4/1963. - *centralis*: Brazil (leg. E.J. Fittkau), Amazonas - 3♂♂ imag-



Fig. 32. *Parachironomus supparilis* (Edwards). Distribution map. A = var. *centralis;* B = var. *longistilus;* C = var. *valdiviensis;* D = *supparilis* s. str.

ines, lower Rio Solimões, "near home of P. Kraus", at light, 1/8/1961; 2♂♂ imagines, Rio Solimões, near Florianopolis, at light, 31/8/1961; Rio Grande do Sul - 1♂ imago, unnamed creek near Bom Jesus, altitude >1000 m, drift, 24-25/10/1961; 1♂ pupa, Paraguay, Laguna Escalante, Rio Pilcomayo, 31/3/74, leg. H. Sioli.

Distribution. Fig. 32 shows the locations, from which each of the superspecies components has been recorded so far. The *supparilis*- and *valdiviensis*-areas appear to be separated by the Andean divide, although the latter seems too low between Lago Todos los Santos and Lago Nahuel Huapi to preclude dispersal. While *centralis* and *longistilus* have not been taken together, their distributional relationship remains unclear. The single *longistilus* specimen from high Andean Bolivia was found in one sample with *P. puberulus*, which, like *longistilus*, has also been recorded from Buenos Aires province, Argentina.

Ecology. The one red thread running through the available collectors' field notes is the presence of aquatic or inundated riparian macrophytic vegetation. Beyond this, none of the *supparilis* variants appears to be narrowly limited to a certain type of environment. For example, *supparilis* sensu stricto has been collected near a variety of water bodies, from sea level to about 850 m altitude. The only associated pupa

was caught drifting in the roughly 100 m wide, multi-channel outlet of large Lago Roca, fed by runoff from the Cordillera Darwin on the southern edge of Tierra del Fuego's main island. The Laguna Diana is a midsized, shallow, brownwater lake surrounded by smaller ponds. Its shores are sandy, in wind-protected areas harbouring *Scirpus* stands. The south branch of Rio Ewan at the sampling site was 8-15 m wide, 30-150 cm deep, and carrying moderately flowing medium brown water (spec. cond. 162 μS_{20}). Aside from the dominant pebbly to stony substrate there also were stillwater zones with fine-grained bottom, and areas of inundated grass near the banks. The highest summer water temperature measured at *supparilis* sites was 16 °C, the lowest specific conductivity 23 μS_{20}.

In two cases males were observed swarming about 2 m above grassy meadows near open water. Collection dates progressively shift from late November through mid January, the further south the samples were taken.

Remarks

Paggi (l.c.) describes the larva and pupa of *longistilus*, along with both adult sexes. In the present study, at least one associable ♂ pupa could be found for each of the four superspecies components. From the Quatipuru area near Belém, Brazil, larvae could also be identified by rearing. Tentative associations may further be assumed (by presence of pupae and adults in the same sample, and absence of simultaneous congeneric species) for two larvae each of *supparilis* and *valdiviensis*.

The Quatipuru pupae and larvae did not differ from the *longistilus* descriptions in any character given by Paggi (l.c.). The same holds true for most *supparilis* pupae, but there are also otherwise identical specimens with a distinctly separated hook row on abdominal tergite II. The accompanying larvae exhibit 15 teeth in an entirely convex array - as opposed to Paggi's 13-toothed mentum with lateral concavities. The premandibles of those new larvae bear three apical teeth subequal in length (in *longistilus* the third is markedly shorter). Larvae collected with *valdiviensis* also showed the new form of premandibles, serrated first chaetulae laterales, and a third, deeply bifurcate branch on the mandibular seta interna. *valdiviensis* pupae are distinguished by the presence of acute, conical prealar tubercles, where all other pupae examined bear only low, rounded lobes (Paggi's pupae were not available for the present study, and she does not mention prealar tubercles in her description). The single available pupa of *centralis* is too badly damaged for detailed analysis.

The above findings support the taxonomic conclusions drawn from the adult material. However, the low numbers of specimens studied, combined with insufficient knowledge of intraspecific character variation for South American *Parachironomus* early stages, should be kept in mind.

Differential diagnosis. Members of the *Parachironomus supparilis* superspecies complex may be recognized by their typical gonostylus structure, a fairly straight base and distal bend to median, especially of the dorsomedian contour. The combination of eye extension diagonals with only 5 facets, conspicuous frontal tubercles, and the lack of wing membrane macrotrichia, is also distinguishing.

***Parachironomus ticuna*, spec. nov.**

Fig. 33

Imago ♂ (compare table 3)

Colour (in alcohol). Base colour brownish olive; vittae and fore legs (from distal end of femora) darker.

Head. Temporals in 1 row. Frontal tubercles not discernible (head split into 2 parts). Palpi with comparatively long segments 3 and 4.

Legs. Lengths of segments in µm:

	fe	ti	ta_1	ta_2	ta_3	ta_4	ta_5
P_1	750	520	990	505	410	305	115
P_2	570	520	345	170	105	55	45
P_3	710	730	540	280	240	140	70

Hypopygium (Fig. 33). Transversal anal tergite bands not meeting medially, longitudinal band absent. Caudal region of anal tergite with low lateral projections (but see below under "Remarks"). Anal point originating near caudal margin of anal tergite, very long and slender, with little distal widening. Anal

tergite with 26 setae, grouped mostly dorsomedially, and around base of anal point; tip of low basal lobe at about midpoint of stem of anal point.

Superior volsella slender, curving from base to straight caudal, with little distal widening; apical setal pits divided only by a thin lamella directed to medio-caudal, one setal pit in distal, the other in median position; rim of distal pit drawn out into proximo-lateral projection.

Inferior volsella with fairly acute caudal projection, reaching slightly beyond anal tergite. Gonocoxite with 3 medio-basal setae.

Gonostylus narrowest in basal region, widening to dorso-median lobe just proximal of moderately pointed apex; basal region with 2-3 lateral setae; 4-5 medio-distal setae, subapical dorsal seta in comparatively medio-proximal position.

Types. Holotype: ♂ imago, Brazil, Amazonas, Rio Solimões, ca. 20 km above Igarapé Uarini, at light, 4/9/1961, leg. E. J. Fittkau, slide mounted in Euparal (to be deposited at INPA, Manaus, Brazil).

Remarks

The single specimen available has been mounted in somewhat over-macerated, and flattened condition. Hypopygial areas most affected by this (compare Fig. 33) are expected to be the caudal regions of the anal tergite at the sides of the base of the anal point, and the disto-dorsal lobe of the gonostylus.

Differential diagnosis. *Parachironomus ticuna* is characterized by the following combination of features: lateral diagonals of dorsomedian eye extension with 6 facets each, squama with setae, anal point about $^2/_3$ the length of gonostylus.

Parachironomus tirio, spec. nov.

Figs 2b-c, 34, 35

Imago ♂ (compare table 3)

Size. Very small; wing length 0.83-1.09 mm (M=0.90; n=15), for specimens parasitized by Nematodes (refer to "Remarks") 0.82-0.95 mm (M=0.91; n=7), for ♂ intersexes = 0.82-0.85 (2).

Colour (in alcohol). Mostly pale greyish olive; vittae, postnotum (except "T"-shaped antero-median region), posterior anepisternum, and preepisternum brown; joint area between femora and tibiae occasionally brownish.

Head. Minute frontal tubercles (max. ∅ ca. 1 µm) usually present, but appear to be lacking on a few specimens. Antennae as in Figs 2b-c. AR = 1.03-1.50 (M=1.29; n=17), for parasitized males (11 flagellomeres) AR = 1.04-1.23 (M=1.155; n=10), for ♂ intersexes (less than 11 flagellomeres) AR = 0.74-0.82 (2).

Wing. Costal submarginals usually not reaching near RM. FV = 0.40-0.44 (M=0.42; n=14); for parasitized specimens FV = 0.40-0.41 (n=5); for ♂ intersex = 0.37 (1). VR = 1.21-1.32 (M=1.25; n=14); parasitized individuals: VR = 1.20-1.34 (5); ♂ intersex VR = 1.12 (1).

Legs. Lengths of segments in µm:

	fe	ti	ta_1	ta_2	ta_3	ta_4	ta_5
P_1	540/390	325/220	680/560	375/265	275/195	195/135	85/65
P_2	480/375	410/295	220/165	115/ 75	80/ 50	40/ 30	25/25
P_3	540/430	530/390	375/250	190/115	165/105	95/ 50	55/30

LR_1 = 2.0-2.52 (M=2.34; n=11); for obviously parasitized specimens LR_1 = 2.24-2.47 (M=2.38, n=6); for intersex = 2.18 (1). LR_2 = 0.51-0.59 (M=0.55; n=19). LR_3 = 0.59-0.73 (M=0.645; n=16).

Hypopygium (Figs 34, 35). Anal tergite bands of Y-type, median connection weak, median longitudinal band reaching to base of anal point; Caudal region of anal tergite without lateral projections. Anal point originating from caudal margin of anal tergite; base not much wider than moderately widened distal part. Anal tergite without dorsomedian setae, each side with 2 setae laterally on base of anal point, and 2-3 in caudo-lateral to -ventral area, one of the latter usually pointing to ventral (Fig. 35), in dorsal view appearing ventro-proximally of caudal contour of anal tergite.

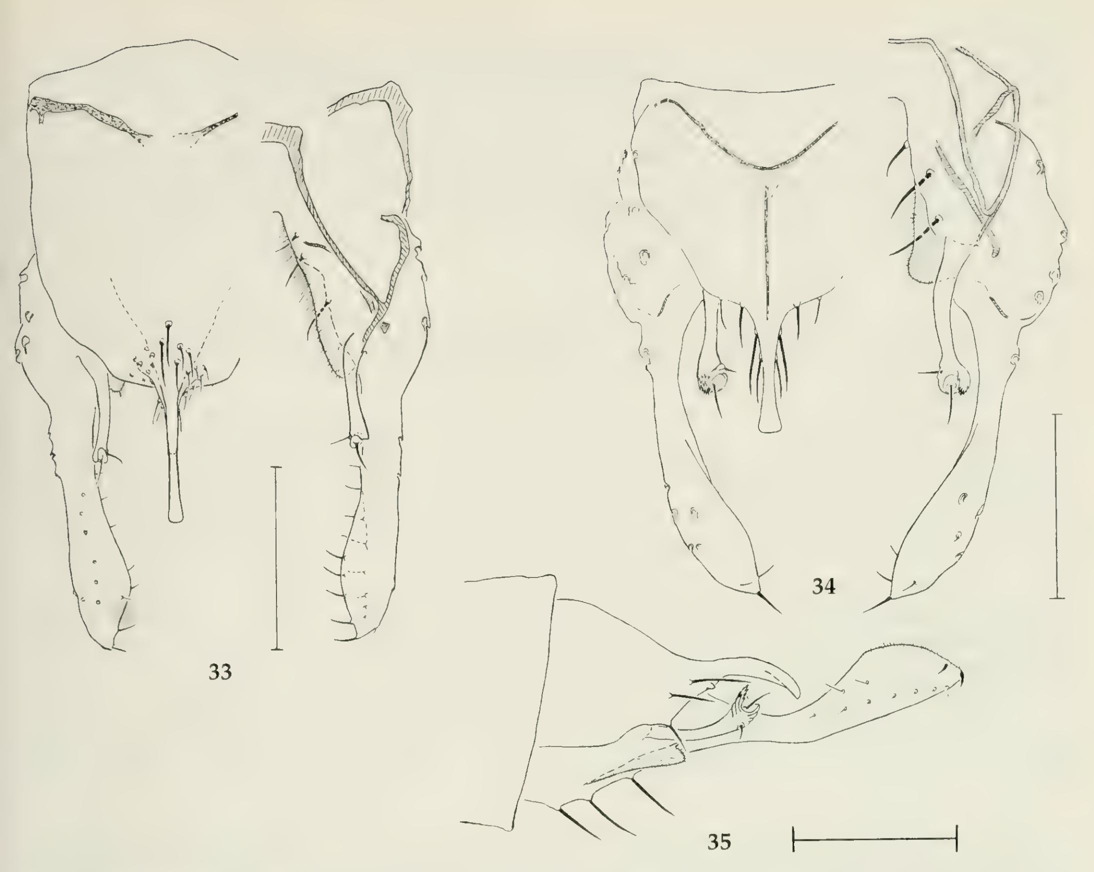


Fig. 33. *Parachironomus ticuna*. Hypopygium, dorsal view. Scale: 100 µm.
Figs 34-35. *Parachironomus tirio*. Hypopygium. 34. Dorsal view. 35. Lateral view. Scales: 50 µm.

Superior volsella slender, straight or slightly arched; distal part enlarged, bending to dorsal, often ringed with folds below deep disto-dorsal setal pit; outer proximo-lateral rim of distal pit drawn out into apically serrate projection bearing spicules on its proximal surface; median setal pit at base of distal part of volsella.

Inferior volsella with blunt to very low medio-caudal projection, not reaching beyond anal tergite. Gonocoxite with 3-4 medio-basal setae.

Gonostylus narrowest distal of base bearing 1-2 strong lateral setae; distal half of stylus curving to median, and slightly bent to dorsal, in lateral view (Fig. 35) widening to obliquely truncate end; 2-3 medio-distal setae, 1 subapical dorsal seta in lateral position.

Types. Holotype ♂ imago, Brazil, Amazonas, Rio Solimões, Mission Sta. Rita, 24/8/1961, at light, leg. E. J. Fittkau, slide mounted in Canada balsam (to be deposited at INPA, Manaus, Brazil).

Paratypes (Brazil, Amazonas, at light): 1♂ imago, Rio Marauiá, "ca. 20 km above mouth", 30/12/1962, leg. E. J. Fittkau; 1♂ imago, Rio Marauiá, "near equator", 2/1/1963, leg. E. J. Fittkau; 1♂ imago, Rio Negro, Ilha Marará, 8/2/1963, leg. E. J. Fittkau; 1♂ imago, Rio Cuieiras, above Igarapé Tukunaré, 19/12/1961, leg. E. J. Fittkau; 1♂ imago, Igarapé do Cachoeira, confluence Rio Cuieiras, 23/11/1962, leg. E. J. Fittkau; 2♂♂ imagines, Igarapé do Cachoeira, "Igapó near mouth", 26/11/1962, leg. E. J. Fittkau; 1♂ imago, Paraná da Terra Nova, ca. 2 km from mouth, 15/3/1961, leg. E. J. Fittkau; 1♂ imago, lower Rio Madeira, Paraná Madeirinha, 11/9/1960, leg. E. J. Fittkau; 2♂♂ imagines, port of Alenquer, 17/7/1946, leg. Sioli; 11♂♂ imagines, Rio Parú de Oeste, Mission Tiriyos, leg. E. J. Fittkau, 1962: 28/3/ (4♂♂), 29/3/ (1♂), 31/3/ (1♂), 3/4/ (2♂♂), 9/4/ (2♂♂), 21/4/ (1♂); 5♂♂ imagines (incl. 2 intersexes), Rio Cururú, Casa Lucio, 25/1/1961, leg. E. J. Fittkau, in Canada balsam (ZSM).

Further records: (Brazil, Amazonas, at light, leg. E. J. Fittkau): Rio Itu, 11/2/1962; Rio Cuieiras, ca. 50 km above mouth, 15/12/1960; Rio Cuieiras, confluence Rio Branqinho, 20/12/1961; Rio Negro, "opposite refinery

few km from Rio Solimões", 17/3/1961; Rio Parú de Oeste, "at Podostemonaceae site", 4/4/1962, Rio Parú de Oeste, Maloca Apicó, 20/4/1962; upper Igarapé Garapu, "at camp I", 24-27/8/1965; 1♂ pupa, Brazil, Amazonas, lower Rio Solimões, Lago Cabaliana at Manacapuru, drift, 6/7/1971, leg. F. Reiss.

Distribution and ecology. *Parachironomus tirio* has been collected near representatives of all Amazonian water types, throughout central Amazon lowlands, and in some peripheral regions. The only associated pupa was found in a black-water-influenced várzea lake on the lower Rio Solimões (see Reiss 1976).

Remarks

In 10 of 27 (37 %) individuals used for data collection on character states, 1 Nematode each was found to have parasitized the abdomen. In the Rio Parú population, afflicted specimens were 7 of 11 (64 %). 2 also parasitized individuals from the Rio Cururú sample stood out by possessing antennae with less than 11 flagellomeres (Fig. 2c).

Possible modifications of a variety of sexually dimorphous characters due to parasites have been documented for a number of Chironomid genera (e.g. Rempel 1940, Wülker 1961, Aagaard 1974). The frontal tubercles on the head of the imago have not been mentioned in this context. However, Paggi (1977), in her description of *Parachironomus longistilus*, lists the male's frontal tubercles as about twice the size of the female's. In *P. tirio*, parasitized specimens are among those with minute to indistinguishable frontal tubercles.

With the exception of the two collected antennal intersexes, character data for parasitized *P. tirio* are within the ranges of not obviously afflicted specimens. Wülker (1961) states, that "all" purely "antennal intersexes have male genital appendages", and regards their "intersexuality as extraordinarily low". On the other hand, according to the same author (l.c.), a certain amount of damage also alters the behaviour of the animals, to the extent that parasitized males are "rarely caught together with normal ones".

In the present study, no females of *P. tirio*, nor any larger sample of males clearly free of Nematodes could be examined. The possibility of parasitism influencing our character data should, therefore, be kept in mind.

Differential diagnosis. *Parachironomus tirio* is separate from all other known species of the genus in showing serrations and spicules on a distal projection of the superior volsella. The shape of the gonostylus, with its distinct bend to dorsomedian and somewhat truncate widening of the distal half, is also typical for this species.

Parachironomus vistosus Paggi

Fig. 36

Parachironomus vistosus Paggi, 1979: 47

In addition to Paggi's (1979) description, an examination of type material yielded the following noteworthy morphological details:

Imago ♂ (compare table 3)

Head. Frontal tubercles absent.

Wing. Consistent with all other specimens of *Parachironomus* seen in this study, no setae could be found on vein Sc.

Hypopygium. Anal tergite without dorsomedian setae, but with ca. 40 setae densely covering lateral protrusions of caudal region. In ventral position (Fig. 36), two pairs of setae situated on an apparent ledge posterior of the entrance to the inner genital area. Superior volsella with comparatively small and shallow distal setal pit; median pit distinctly anterior of enlarged, pediform distal part of volsella. Gonostylus with area of up to 5 µm long macrotrichia around the medio-distal setae.

A data table given by Paggi (l.c.: 53) to compare characters of *P. longistilus*, *vistosus*, and *robustus* unfortunately contains several erroneous entries. Contrary to the verbal description, *vistosus* is listed as possess-

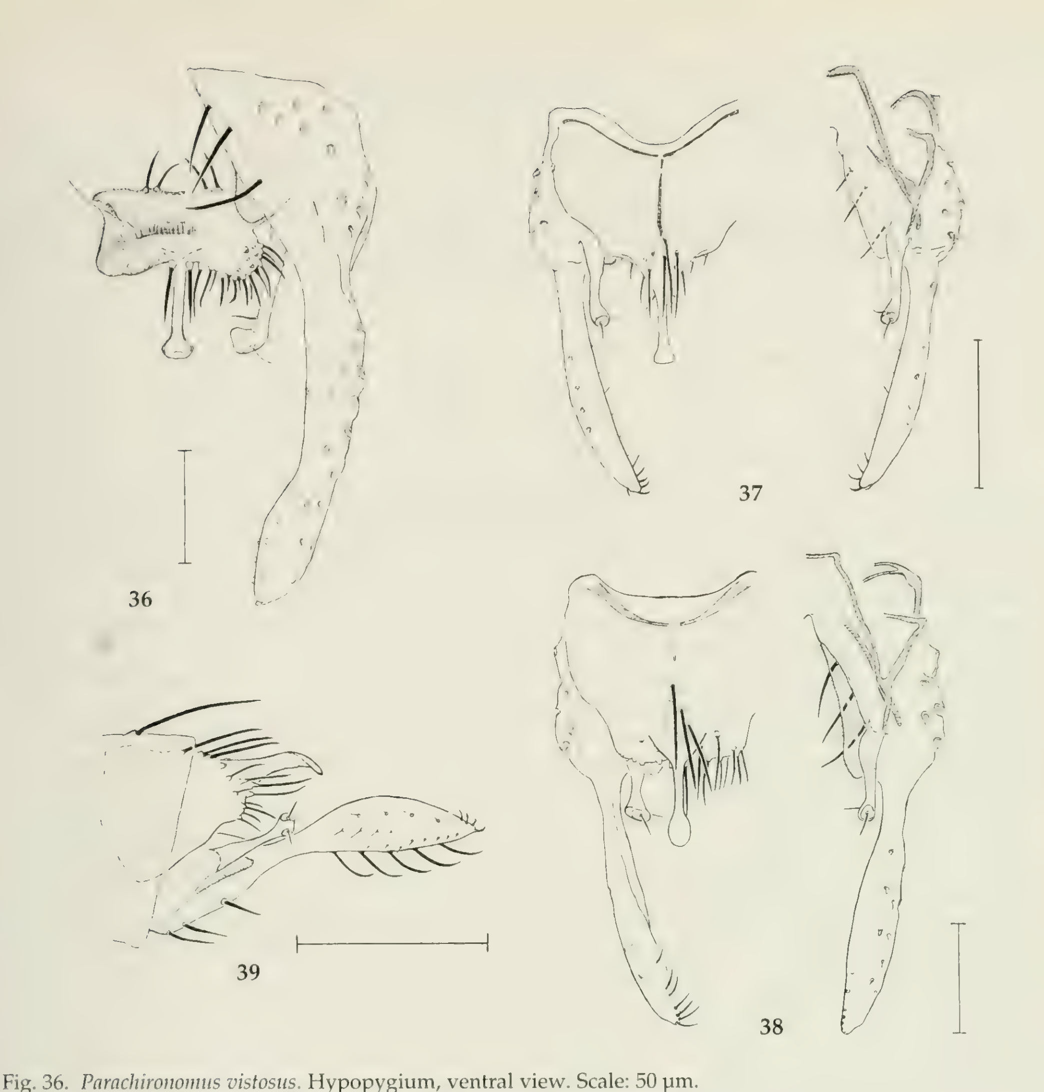


Fig. 36. *Parachironomus vistosus*. Hypopygium, ventral view. Scale: 50 µm.
Fig. 37. *Parachironomus waika*. Hypopygium, dorsal view. Scale: 100 µm.
Figs 38-39. *Parachironomus yanomani*. Hypopygium. 38. Dorsal view. 39. Lateral view. Scales: 50, 100 µm.

ing frontal tubercles, and lacking wing membrane macrotrichia. Furthermore, anal point lengths are given values little lower than those for the gonostyli.

Types (examined). Holotype: ♂ imago, Argentina, Buenos Aires province, Chascomús, adult sample, 7/3/1974, leg. A.C. Paggi (ILPLA: Instituto de Limnología, La Plata, Argentina). - Paratypes: 2♂♂ imagines, 1 with data same as holotype, the other from Arroyo San Felipe, 14/10/1975, otherwise same as holotype (ILPLA).

The permanently mounted parts of the holotype were found distributed over two microscope slides, 1 set of legs and the thorax were missing. The first paratype mount was missing head, 1 set of legs, thorax, and abdomen - the second paratype contained only the head without antennae, and the abdomen.

Distribution. *P. vistosus* so far is only known from the small type locality area in Argentina.

Differential diagnosis. From the only other Neotropical *Parachironomus* with macrotrichia on the wing membranes (*P. puberulus*), *vistosus* differs by the anal tergite bearing prominent caudo-lateral lobes, and two conspicuous pairs of ventro-median setae not arising from pubescent cushions.

Parachironomus waika, spec. nov.

Fig. 37

Imago ♂ (compare table 3)

Colour (in alcohol). Base colour yellowish brown, vittae reddish brown; antero-median vittal marks roundedly triangular, postero-lateral marks oval, all distinctly shorter than in any other *Parachironomus* seen.

Head. Third palpomere as long as fourth.

Thorax. Scutal tubercle not discernible due to damage.

Legs. Lengths of segments in µm:

	fe	ti	ta_1	ta_2	ta_3	ta_4	ta_5
P_1	865	600	1100	575	490	410	155
P_2	735	640	400	200	115	75	45
P_3	820	840	580	290	240	140	75

Hypopygium (Fig. 37). Anal tergite bands of Y-type, longitudinal band reaching most proximal dorsomedian seta. Caudal region of anal tergite with low lateral projections. Anal point originating near caudal margin of anal tergite; base almost as wide as the latter, extending to nearly mid length of anal point; distal part distinctly widened, sharply bending to ventral. Anal tergite with 15 setae: dorsomedially, around base of anal point, and laterally.

Superior volsella slightly sinuous, narrowing from base, and with moderately widening distal part; both distal setal pits conspicuous, median pit smaller, situated subapically.

Inferior volsella with broadly rounded (one body side) or moderately acute caudal projection, slightly extending beyond anal tergite. Gonocoxite with 3 medio-basal setae.

Gonostylus narrowest beyond base, very slightly curving to median, widest - but little widened - just caudal of mid length; basal region on one body side with one lateral seta, bare on the other; 4-5 medio-distal setae, subapical dorsal seta absent.

Types. Holotype: ♂ imago, Brazil, Amazonas, Rio Marauiá, Igarapé San Antonio, Cachoeira, at light, 8/1/1963, leg. E. J. Fittkau, slide mounted in Euparal (to be deposited at INPA, Manaus, Brazil).

Distribution and ecology. The type locality is situated in the drainage of Rio Marauiá - a northern tributary of the Rio Negro descending from the border mountains to Venezuela - just north of the equator, and at an altitude of about 100 m. Streams of the immediate vicinity are of predominantly white water type.

Remarks

The hypopygium of *P. waika* somewhat resembles that of the North American *P. carinatus* (Townes), especially as regards the superior volsella and gonostylus. However, in the only available *waika* specimen the caudo-lateral projections of the anal tergite are less pronounced, and the base of the anal point is much wider and longer than in *carinatus*.

The holotype and paratypes of *P. carinatus* could not be obtained for this study. Comparisons were made using 2 Florida specimens from the collection of Florida A&M University (courtesy of Dr. J. H. Epler).

Differential diagnosis. Among the species without prominent caudo-lateral projections of the anal tergite, *P. waika* may be identified by the broad, protruding base and marked distal widening of the anal point, and the lack of any of the special characters identifying fairly similar forms (flagellomeres and squamals: *aberrans*; ventro-caudal setae: *manaos*; short costal submarginal row: *osa*).

Parachironomus yanomani, spec. nov.

Figs 38, 39

Imago ♂ (Compare table 3)

Colour (in alcohol). Thorax base colour yellowish brown; vittae light brown; postnotum with 2 brown areas leaving lighter, antero-median "T"-pattern; abdomen and legs largely milky, occasionally areas around joints between femora and tibiae, and fore tarsi 1-3 brownish.

Head. 5 short, and 2 long temporals, all in a single row.

Legs. Length of segments in µm:

	fe	ti	ta_1	ta_2	ta_3	ta_4	ta_5
P_1	520/510	325/300	760/660	400/340	310/265	225/190	100/80
P_2	490/470	430/390	245/235	120/110	90/ 85	55/ 50	25/25
P_3	580/545	560/510	385/360	195/170	180/160	95/ 85	50/50

Tip of spur on longer comb of hind leg often bending outward.

Hypopygium (Figs 38, 39). Anal tergite bands not connected medially, longitudinal band weak to absent. Caudal region of anal tergite with lateral projections, but the latter - esp. in lateral view (Fig. 39) - not very prominent. Anal point in dorsal view originating anterior of caudal margin of anal tergite; base of anal point short, triangular; midsection slender; distal part in dorsal view ovally widened; anal point in lateral view (Fig. 39) without basal lobe, ventral contour with several shallow notches, meeting ventral side of distal widening near midpoint of the latter; anal point directed straight to caudal, only disto-dorsal widening part bent obliquely to ventral. Anal tergite with 6-9 comparatively long dorsomedian setae; 3 setae at or near each side of base of anal point; 3-6 setae on each caudo-lateral projection of anal tergite.

Superior volsella narrowing from base to stem, distal part little to moderately widened, with only little median projection; both setal pits distinct, the median one forming a medio-proximal excavation of distal part of volsella; lateral rim of disto-dorsal pit sometimes drawn out to a short projection.

Inferior volsella with moderately acute caudal projection, usually reaching slightly beyond anal tergite. 3 medio-basal gonocoxite setae.

Gonostylus in dorsal view narrowest near base, but, if mounted in ideal orientation, of almost equal width over entire length; in lateral view (Fig. 39) with midsection widening, and moderately pointed apex. Narrow base part of gonostylus without lateral setae; 5-7 medio-distal setae; 1 subapical seta in lateral position.

Types. Holotype: ♂ imago, Brazil, Amazonas, Rio Itu, at light, 10/2/1962, leg. E. J. Fittkau, slide mounted in Canada balsam (to be deposited at INPA, Manaus, Brazil). - Paratypes (Brazil, Amazonas, leg. E. J. Fittkau): 3♂♂ pupae, Rio Marauiá, "Seringeiro Tapiri above blackwater creek", drift, 2/1/1963; 1♂ hypopygium, Rio Marauiá, Mission San Antonio, at light, 21/1/1963; 1♂ imago, Rio Negro, "1h above confluence Rio Cuieiras", at light, 4/2/1963; 1♂ pupa, Rio Negro, "ca. 30 km below Barcelos", kinon; 1♂ imago and 2♂♂ hypopygia, lower Igarapé do Cachoeira, at light, 27/8/1965; 1 pupa, Rio Solimões, St. Luzia, kinon, 30/8/1961; 1♂ pupa, Paraná do Careiro, "5-6 km below beginning of Paraná", drift, 31/7/1961; 1♂ imago, Rio Madeira, Paraná Madeirinha, at light, 12/9/1960; 1♂ imago, upper Igarapé Garapu, ("camp I"), at light, 24-27/8/1965, in Canada balsam (ZSM).

Further record: Locus typicus, at light, 11/2/1962, leg. E. J. Fittkau.

Distribution and ecology. *P. yanomani* has mostly been collected in the central Amazonian lowlands, but also from the upper Rio Xingu area on the southern periphery. The habitat variety represented by the sample localities precludes any assumptions of specific ecological preferences or restrictions.

Differential diagnosis. *P. yanomani* is characterized by the following combination of features: Anal tergite with caudo-lateral projections and numerous dorsomedian setae, gonostylus straight, its midregion widened along dorso-ventral axis, distal part of superior volsella not ringed with folds.

Discussion

Of the 18 *Parachironomus* species now known from the Neotropics, 14 have been newly described here. With the exception of hypopygial structures and color patterns, Tab. 3 summarizes character data taken for all Neotropical species but *robustus* Paggi. The placement of *robustus* in *Parachironomus* is considered preliminary due to a high number of marked deviations from the genus norms as outlined above. The original description (Paggi 1979: 50) gives, among others, the following attributes: Dorsomedial eye extension of 3 facet rows. AR = 0.8 (n=2). 2 of the 9-10 dorsocentrals situated very far oral, separated from the others. R_{4+5} without setae. LR_1 = 1.20; LR_2 = 0.39; LR_3 = 0.55. Tibial spurs absent. Superior volsellae "short, stout, and with folds, apically excavated".

In Tab. 3 relationships within hypothetical species sets may be compared. The first two quarters of the table (pp. 92-93), for example, holds the Andean/Patagonian forms, and these five possessing squamal setae. The first and third quarters contain four species displaying somewhat truncate gonostyli (*ticuna* through *tirio*), and those with a high number of dorsomedian setae on tergite IX (*ticuna* through *atroari* except *tirio*). All cases of latero-ventral projections of the anal tergite are listed in the third and fourth quarters. The last quarter includes three species with fairly shallow setal pits in the superior volsellae.

The characters analyzed, however, offer few clues to the identification of phylogenetic boundaries between larger groups of species. Significant deviations usually occur in only one extraordinary case (13 flagellomeres: *aberrans*; elongate tibial spur: *atroari*; sparse wing vein setation, fused tibial combs with a single spur: *mirim*).

Zavrel (1933) was the first to notice that tropical species generally reach lower body sizes than those of temperate regions. The Neotropical *Parachironomus* examined also fit this pattern (see also Tab. 2). The

Table 3. Character data for Neotropical *Parachironomus* species. M = median; n = number of measurements; x = mean.

character (♂ imago)	*manaos*, spec. nov.	*osa*, spec. nov.	*ticuna*, spec. nov.	*guarani*, spec. nov.	*cayapo*, spec. nov.
wing length [mm]	1.35	1.11-1.20 (M=1.18; n=8)	1.57	1.12-1.47 (M=1.27; n=15)	1.07-1.45 (M=1.25; n=19)
temporals	12 in 2 rows	8-10 in 1 row	8 in 1 row	10-15 in 2 rows	11-14 in 2 rows
eye extension [facet rows]	6	6	6	6	6
frontal tubercles [µm]	–	absent to ∅ 2	–	LxW 5-7 x 3-5	LxW 3-6 x 5-8
flagellomeres	11	11	11	11	11
AR	2.06	1.52-1.59 (2)	2.2	1.73-2.31 (M=2.0; n=11)	1.50-2.03 (M=1.83; n=15)
clypeus setae	13	14-19	19	15-20	15-22
palpomere lengths 2-5 [µm]	30,85,120,180	25,85,105,160	30,120,160,220	30,85,115,175	30,100,130,185
acrostichals	13	7-11	12	10-16	10-13
dorsocentrals	7	4-6	12	6-7	6-10
prealars	3/4	3-4	4	3-4	3-5
scutellars	10 in 2 rows	6 in 2 rows	–	9-12 in 2 rows	10-19 in 2 rows
scutal tubercle	–	very low	–	distinct	low
wing macrotrichia	on C,R,R_1,R_{4+5}	on C (to R_1),R,R_1,R_{4+5}	on C,R,R_1,R_{4+5}	on C,R,R_1,R_{4+5}	on C,R,R_1,R_{4+5}
FV	0.46	0.42-0.43 (3)	0.43	0.42-0.44 (4)	0.43-0.44 (2)
VR	1.13	1.22-1.25 (3)	1.21	1.16-1.25 (4)	1.19-1.22 (2)
squamals	absent	absent	4	absent	absent
LR_1	–	2.08-2.23 (2)	1.90	2.06-2.30 (M=2.20; n=11)	2.05-2.27 (M=2.13; n=9)
LR_2	0.57	0.61-0.64 (3)	0.66	0.63-0.65 (3)	0.57 (2)
LR_3	0.80	0.72	0.74	0.72-0.75 (3)	0.73-0.75 (2)
hind tibial combs	separate	separate	adjacent	separate	separate
tibial spurs	normal	normal	normal	normal	normal

larger tropical species - *waika* and *ticuna* - barely enter the lower end of temperate species size ranges. The largest specimen (*supparilis* from the southern tip of the continent) measured about 3.5 times the wing length of the smallest (*mirim* from Amazonia).

A good part of the character variation contained in Tab. 3 seems to parallel this overall gradient in body size. Included here are the numbers for temporals, clypeus setae, and the scutum setation. The antennal ratio also tends to be lower in the smaller species. The LR_1 exhibits an inverse trend, higher values associating with lower wing lengths. Regarding the AR and LR_1, again *waika* and *ticuna* bridge the gap between tropical and temperate value ranges.

Another set of characteristics shows little overall variation, or a distribution seemingly scattered across group limits. The ratios measured on the wing and mid to hind legs belong into the first category, palpomere lengths and the presence or absence of frontal tubercles into the second.

Rather than larger groups, three definite pairs of species can be identified using all available data: *P. puberulus* und *vistosus* are unique in bearing numerous macrotrichia on the wing membranes, anal points strongly hooked to ventral, and rather evenly curved gonostyli with comparatively long pubescence among the medio-distal setae. *P. guarani* and *cayapo* combine truncate gonostyli with slightly elongate frontal tubercles, and separate hind tibial combs. *P. matapi* and *apalai* feature comparatively wide anal points, superior volsellae with fairly shallow setal pits, and gonostyli whose distal regions form conspicuous median overlaps.

For 7 of the 17 species in Tab. 3 (*guarani, matapi, mirim, puberulus, supparilis, tirio, yanomani*), at least one male pupa could be associated. A cursory look at Amazonian pupal exuviae in collection at the Zoologische Staatssammlung revealed, that the diversity of forms belonging to *Parachironomus* is probably far greater than

Tab. 3. (continued).

character (♂ imago)	*puberulus* (Edw.)	*vistosus* Paggi	*aberrans* spec. nov.	*supparilis* (Edw.) *
wing length [mm]	1.70-ca.2.7 (8)	1.50-2.0 (x=1.81; n=7)	–	1.25-2.88
temporals	12-22 in 2 rows	14-15 in 2 rows	13 (+?) in 2 rows	10-21 in 2 rows
eye extension [facet rows]	5	5	6	5
frontal tubercles [µm]	absent	absent	Ø 6-7	LxW 4-23 x 10-15
flagellomeres	11	11	13	11
AR	1.67-2.03 (M=1.85; n=12)	1.66-2.03 (4) (x=1.83; n=5)	0.45-0.46 (2)	1.99-2.60
clypeus setae	11-20	21-26	18	14-22
palpomere lengths 2-5 [µm]	35,105,135,180	–	–	– *
acrostichals	11-18	10-14	18	9-16
dorsocentrals	8-13	8-13	9-10	7-13
prealars	3-4	4-5	4	3-6
scutellars	9-13 in 2 rows	10-13 in 2 rows	16 in 2 rows	6-16 in 2 rows
scutal tubercle	distinct	distinct	low	distinct
wing macrotrichia	r_{4+5} to m_{3+4} or an; C to M_{3+4} or An, not Sc,M	r_{4+5} to an; all veins except Sc,Cu,M	–	on C,R,R_1,R_{4+5}
FV	0.40-0.43 (8)	–	–	0.38-0.45
VR	1.18-1.21 (6)	1.12-1.16 (5)		1.14-1.35
squamals	5-12	5-7	2	3-21
LR_1	1.57-1.80 (M=1.67; n=5)	1.44/1.50	–	1.49-1.79
LR_2	0.56-0.59 (6)	0.53 (1)	–	0.49-0.59
LR_3	0.69-0.79 (4)	0.66/0.72	–	0.66-0.79
hind tibial combs	adjacent	adjacent	adjacent	adjacent
tibial spurs	normal	normal	–	absent to normal *

* Superspecies; see Tab. 2 for details.

the one presented here in the adult stages. The vast majority of the latter have been collected at lights, to which Chironomid imagines are relatively little attracted (Fittkau 1971). Consequently, with too little knowledge available on intraspecific variation, detailed descriptions of pupae were regarded as premature. However, comparisons were made to the preliminary species groups given for Holarctic pupae by Pinder & Reiss (1986). The 7 known Neotropical forms are split among 4 of the categories identified by Pinder & Reiss (l.c.).

P. supparilis, matapi, and *mirim* key to the *varus* group, combining 5 LS on each side of abdominal segment VIII with the lack of an anal comb. For a brief outline of *supparilis* pupae refer to the species description, section "Remarks". *P. matapi* stands out by the complete lack of pedes spurii A, and the presence of short and wide, apically blunt LS on segments I-III. 4 LS each on V through VII are grouped close together near the posterior end of each segment. The single specimen of *mirim* was not in sufficient condition for detailed study. It is interesting to note, that the pupa of the Nearctic *P. directus*, a species most likely very closely related to *aberrans*, also falls into the varus group.

P. puberulus and *yanomani* were taken to the *vitiosus* group. Segment VIII of the abdomen of *puberulus* bears 5 LS on each side, the posterior three of which are grouped around or between three small spicules of each anal comb. In several *yanomani* pupae a trend was observed, gradually reducing the posterior LS of segment VIII from the regular wide and long LS to a thin and short plain seta.

P. guarani pupae fit species group "B" of Pinder & Reiss (1986), with 4 LS on abdominal segments V through VIII, and a narrowly separated posterior hook row on tergite II. However, it should be noted that samples of exuviae of *supparilis* sensu stricto contained specimens both with and without median hook row gaps. Consequently, the separation of species groups ("B" and "C") based on hook row alone may not hold up.

P. tirio displays 1-5 relatively short spicules in the anal comb, and on sternite II two partially separated rows of long, slender spines pointing caudally. In the Holarctic *arcuatus* group, the spine rows are more

Tab. 3. (continued).

character (♂ imago)	*tirio* spec. nov. *	*waika* spec. nov.	*yanomani,* spec. nov.	*atroari* spec. nov.
wing length [mm]	0.83-1.09 * (M=0.90; n=15)	1.63	1.06-1.18 (M=1.11; n=4)	1.22-1.43 (M=1.35; n=6)
temporals	8-13 in 2 rows	9 in 1 row	7 in 1 row	9-12 in 2 rows
eye extension [facet rows]	6	6	6	6
frontal tubercles [µm]	absent to ∅ 1	absent	∅ 3-4	∅ 4-7
flagellomeres	11	11	11	11
AR	1.03-1.50 * (M=1.29; n=17)	2.41	1.63-1.79 (M=1.73; n=5)	1.69-1.92 (M=1.79; n=6)
clypeus setae	10-14	20	14-15	18-21
palpomere lengths 2-5 [µm]	30,80,125,180	30,125,125,210	25,75,110,160	25,75,120,185
acrostichals	8-14	17	10	10-16
dorsocentrals	4-7	10	4-5	7-9
prealars	3	5	3	3-4
scutellars	4 in 1 row	18 in 2 rows	6 in 1 row	11-13 in 2 rows
scutal tubercle	very low	–	low	very low
wing macrotrichia	on C,R,R_1,R_{4+5}	on C,R,R_1,R_{4+5}	on C,R,R_1,R_{4+5}	on C,R,R_1,R_{4+5}
FV	0.40-0.44 (14)	0.45	0.43 (2)	0.42-0.43 (3)
VR	1.21-1.32 (14)	1.14	1.27-1.30 (2)	1.20-1.25 (3)
squamals	absent	absent	absent	absent
LR_1	2.0-2.52 * (M=2.34; n=11)	1.83	2.16-2.39 (M=2.27; n=4)	2.14-2.23 (M=2.18; n=4)
LR_2	0.51-0.59 (19)	0.63	0.57-0.60 (2)	0.55-0.60 (3)
LR_3	0.59-0.73 (16)	0.69	0.69-0.70 (2)	0.72-0.73 (3)
hind tibial combs	separate	separate	separate	adjacent
tibial spurs	normal	normal	normal	1 each very long

* Excludes obviously parasitized specimens; see species description and "Remarks".

extensively developed.

Pupae of *tirio* and *yanomani* are lacking pedes spurii B on abdominal segment II - said by Pinder & Reiss (l.c.) to always be present in Holarctic *Parachironomus*.

Cranston et al. (1989) state, that the present knowledge of the genus does not allow clear sets of imaginal characters to be associated with the established pupal groups. The Neotropical findings substantiate this judgement. Neither Tab. 3 data, nor hypopygial structures, would lead one to believe that, for example, *puberulus* and *yanomani*, or *supparilis* and *mirim*, are close to each other in a phylogenetic sense. The loss of anal comb spicules within the *Harnischia* complex is not limited to the *P. varus* group, and could have occurred in parallel in several groups of *Parachironomus*.

On the other hand, the variety of pupal characters within just a handful of species supports the notion gained from comparing the adults, that the known Neotropical *Parachironomus* fauna is systematically diverse, rather than easily split into larger groups.

Of the 18 South American species, 3 are limited to the Andean/Patagonian region, 11 essentially Amazonian, and 2 only found on the northern end of the continent. *P. supparilis* is found from Tierra del Fuego into central Amazonia, and *cayapo* from Brazil to Costa Rica.

As for many other animal groups, the separation of the South American Chironomid fauna into Guayanan/Brazilian and Andean/Patagonian subunits has been documented (Fittkau 1978). The phylogenetic relationship between these complexes is regarded as very distant. In the case of *Parachironomus*, however, for almost every attribute at first sight separating the species of different faunal subregions, there is a tropical exemption breaking the trend. *P. aberrans* and *ticuna* carry squamals and adjacent tibial combs (also present in *atroari*), *guarani* a distinct scutal tubercle. Only one character was found certain to identify the species occurring in the Andean/Patagonian subregion: the lower width of the dorsal eye extension. With ca. two

Tab. 3. (continued).

character (♂ imago)	*apalai*, spec. nov.	*matapi*, spec. nov.	*camajura*, spec. nov.	*mirim*, spec. nov. *
wing length [mm]	1.07	0.93-1.27 (M=1.15; n=11)	1.06-1.20 (M=1.17; n=5)	0.79-0.93 * (M=0.85; n=7)
temporals	9 (+?) in 2 rows	9-12 in 2 rows	8-12 in 2 rows	5-8 in 1 row
eye extension [facet rows]	6	6	6	6
frontal tubercles [µm]	absent	absent	absent	absent
flagellomeres	11	11	11	11
AR	1.53	1.62-1.75 (M=1.72; n=5)	1.79-1.87 (M=1.86; n=4)	1.03-1.25 * (M=1.12; n=7)
clypeus setae	18	14-18	17-21	11-13
palpomere lengths 2-5 [µm]	25,75,115,160	25,85,110,170	30,90,120,160	20,45,65,95
acrostichals	10	8	8	4-8
dorsocentrals	6	4-6	6	5-7
prealars	3	3	3-4	2, far apart
scutellars	4 in 1 row	5-6 in 1 row	8 in 1 row	2-4 in 1 row
scutal tubercle	very low	low	very low	low
wing macrotrichia	on C,R,R_1,R_{4+5}	on C,R,R_1,R_{4+5}	on C,R,R_1,R_{4+5}	very few on R,R_{4+5}
FV	0.43	0.38-0.42 (4)	0.38-0.42 (3)	0.42-0.43 (2)
VR	1.20	1.20-1.27 (4)	1.16-1.27 (3)	1.21-1.25 (2)
squamals	absent	absent	absent	absent
LR_1	2.19	1.97-2.46 (M=2.32; n=6)	2.22-2.25 (2)	2.16-2.59 * (M=2.34; n=5)
LR_2	0.58	0.59-0.60 (4)	0.55-0.57 (2)	0.56-0.63 (7)
LR_3	0.71	0.63-0.71 (4)	0.65 (2)	0.67-0.77 (6)
hind tibial combs	separate	separate	separate	fused
tibial spurs	normal	normal	normal	hind legs: 1 each

* Excludes obviously parasitized specimens; see species description and "Remarks".

thirds of the world's *Parachironomus* fauna examined in this respect, lateral extension diagonals with 6 facets are only known from a few species outside of the South American tropics: the Nearctic *carinatus* (Townes) and *directus* (Dendy & Sublette), the Holarctic *frequens* (Johannsen), *digitalis* (Edwards) from Europe, and an undescribed form collected at Fitzroy River, Western Australia. All of the latter differ rather widely in hypopygial, and also pupal, characteristics. Considering further, that in the *supparilis* complex there is a design successful in both Neotropical faunal subregions, it seems that the gap between the latter for *Parachironomus* does not prove quite as wide as expected. An explanation for this fact could be found in the autecology - of *supparilis*, but probably also others - possibly tied more to habitat type and food source (submerged macrophytes), than to variable environmental conditions like water temperature and chemistry.

Adults and pupae now identified from the Neotropics extend the known character value limits for the genus *Parachironomus*. The antenna of *aberrans* represents the extreme in this respect. The value ranges for wing length and LR_1 are widened by including the South American species. The minimal wing length of 2 mm given for the Holarctis (Cranston et al. 1989), however, has been found to be too high by examining reference specimens in the collection of the Zoologische Staatssammlung. In spite of that, the smaller of the tropical new species still assume the lower end of the generic size scale. Probably directly connected to this (compare discussion of Tab. 3 data) is a simultaneous raise of the upper limit for LR_1 from values around 2 to 2.6.

Our reference collection further shows, that Holarctic *Parachironomus* tibial combs are not generally separate, as was stated in Cranston et al. (l.c.). Also, contrary to Lehmann (1970), European species do not always lack scutal tubercles. Both attributes probably show as varied development as they do in the Neotropis.

Macrotrichia in the wing membranes so far have been found in 3 Nearctic species - *chaetoalus* (Sublette), *hirtalatus* (Beck & Beck), and *potamogeti* (Townes) - as well as on the Andean/Patagonian *puberulus* and *vistosus*. The pupae of all North American representatives of this complex key to the *varus* group. The discovery of a different pupa for *puberulus*, along with the lack of hypopygial affinities between the two geographical species sets, precludes an explanation for the apparently disjunct, parallel occurrence of cell macrotrichia.

Wings completely bare of squamals are extremely rare in the global *Parachironomus* fauna outside of South America. Only *P. carinatus*, and *alatus* (Beck) from North America display this trait, *sublettei* (Beck) and *directus* each only 2-3 setae per squama. *alatus* is considered only tentatively placed in the genus by Beck & Beck (1969), and Saether (1977), due to superior volsellae lacking the typical setal pits but covered with microtrichia, as well as aberrant pupal characteristics. The others - like the Neotropical species bare of squamals - are among the smallest forms within their faunal region.

In the *Parachironomus* species examined, the superior volsella represents the most variable morphological attribute. Even between the two sides of an individual body, aspect differences are common, sometimes leading to the impression that the volsella's shape may be actively varied by its living bearer. With respect to the setae, and frequent other delicate distal structures, a sensory or stimulative function of the superior volsella during mating may be assumed. A lateral, beak-like, or rounded, apical projection - in European *Parachironomus* a very common feature, but much less often seen in the Nearctis - is present in a low expression with a few northern Neotropical species (*guarani, manaos, osa, ticuna*). The one notable exception is *P. tirio*. The same geographical pattern holds true for the relationship between the setal pits: whereas in a number of Holarctic forms these pits are equal in size, and located in opposite apical positions, most South American superior volsellae show at least a slight move to proximal, and reduction in size, of the median pit. *P. apalai* and *ticuna* most resemble the symmetrical form.

Caudo-lateral projections on the anal tergite are also considered parallel developments on different branches of the generic tree. For variations in adult and pupal characters among the Neotropical species in question see Tab. 3 and the discussion above. Such "shoulders" also occur in some of the Afrotropical members of *Parachironomus*, e.g. *coronatus* (Kieffer), *dewulfianus* (Goetghebuer). As in *vistosus*, these structures there appear more laterally than ventrally, and in a different shape. Furthermore, the African species exhibit at best only shallow setal pits on their superior volsellae. The most extreme tergite projections have been seen on the already mentioned undescribed specimen from Australia. They are acutely triangular, densely covered with setae, and point as much to lateral as to caudal.

The closest relatives to tropical South American *Parachironomus* - may be for want of knowledge about the Central American and Caribbean faunas - are found in two North American forms. For the relationship of *P. aberrans* to *directus* see the above description. The second case concerns *P. carinatus* (Townes 1945: 158), a species widely distributed in the Eastern USA, from New York State and Florida into the midwest. Apart from being the only Nearctic *Parachironomus* described without setae on the squama, and possessing

the tibial spur arrangement given in the Neotropical generic diagnosis, *carinatus* also displays the wide, "tropical" eye extension, and a caudal region of the anal tergite in dorsal view resembling lateral projections. Townes (l.c.) calls the gonostylus in lateral view "spatulate". The wing length (combined from several authors) ranges from 1.25 to 1.9 mm, AR = 1.9-2.2, LR_1 = 1.9-2.1. The pupa keys to the *vitiosus* group, and is lacking pedes spurii B (Beck & Beck 1969). These features indicate South American *P. yanomani*, or possibly *waika*, as its closest relative. In the Nearctis, *carinatus* appears to be systematically isolated. If from its wide distributional range one may deduce a relatively high ecological tolerance, then this species probably represents one of the rare examples (Fittkau 1978) for a successful leap from the Neotropical evolutionary center of a group into the North American continent.

In summary, biogeographic affinities of the Neotropical members of *Parachironomus* seem strongest to the Nearctic faunal region. Transantarctic relations as documented by Brundin (1966) can not be shown, due to a lack of knowledge especially of the Australian and New Zealand faunas. The only two species described from the Australis, *delinificus* (Skuse) from Australia, and *cylindricus* (Freeman) from New Zealand, are regarded only tentatively placed in the genus (Saether 1977).

The material collected in greater Amazonia is by far not yet worked up quantitatively. As has been indicated in the discussion of pupal exuviae, estimating the total number of tropical *Parachironomus* species at 50-100 percent higher than the one now described does not seem exaggerated. This even excludes several already known forms possessing superior volsellae with distal setae arising from distinct pits, but also bearing more or less extensive patches of microtrichia on these volsellae.

For these reasons, the outline given here for the morphological spectrum of South American *Parachironomus* should by all means be regarded preliminary.

Acknowledgements

Collections from the Amazon region were taken in collaboration of the Max Planck Institute for Limnology in Plön, Germany, with the Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Manaus, Brazil. Finding *Parachironomus* in Tierra del Fuego became possible thanks to Dr. Thomas and Renate Gonser, Kastanienbaum. Costa Rican specimens were kindly made available by H. Wolfgang Riss, Zürich.

For loans of specimens we are indebted to the following colleagues and institutions: Dra. Analía C. Paggi, Instituto de Limnología La Plata, Argentina; Dr. John H. Epler, Crawfordville, Florida A & M University, Tallahassee; British Museum (Natural History), London; U.S. National Museum of Natural History, Washington, D.C.

A part of this work is based on a thesis completed by the first author in partial fulfilment of the requirements for the Diploma in Biology from Ludwig-Maximilians-Universität, München, Germany.

References

Aagaard, K. 1974. Morphological changes caused by nematode parasitism in Tanypodinae (Diptera, Chironomidae). - Norsk. Ent. Tidskr. **21**: 11-14

Ashe, P. & P.S. Cranston 1990. Family Chironomidae. In: Soós, Á. & L. Papp (Eds.): Catalogue of Palaearctic Diptera, Vol. 2. Psychodidae - Chironomidae. - Akadémiai Kiadó, Budapest, 499 pp.

Beck, W.M. & E.C. Beck 1969. Chironomidae (Diptera) of Florida. III. The *Harnischia* Complex (Chironominae) - Bull. Fla. St. Mus. **13** (5): 277-311

Brundin, L. 1966. Transantarctic relationships and their significance, as evidenced by chironomid midges. With a monograph of the subfamilies Podonominae and Aphroteniinae and the austral Heptagyiae. - K. Svenska Vetensk. Akad. Handl. **11**: 1-472

Cranston, P.S., Dillon, M.E., Pinder, L.C.V. & F. Reiss 1989. The adult males of Chironominae (Diptera: Chironomidae) of the Holarctic region - Keys and diagnoses. In: Wiederholm, T. (Ed.): Chironomidae of the Holarctic region - Keys and diagnoses. Part 3. Adult males. - Ent. Scand. Suppl. **34**: 353-502

– – & J. Martin 1989. 26. Family Chironomidae. In: Evenhuis, N.L. (Ed.): Catalog of the Diptera of the Australasian and Oceanic regions. - Bishop Museum Spec. Publ. **86**

Dendy, J.S. & J.E. Sublette 1959. The Chironomidae (= Tendipedidae: Diptera) of Alabama with descriptions of six new species. - Ann. Ent. Soc. Amer. **52** (5): 506-519

Edwards, F.W. 1929. British non - biting midges (Diptera, Chironomidae). - Trans. Ent. Soc. Lond. **77**: 279-430.

– – 1931. Diptera of Patagonia and South Chile. Part II. Fascicle 5. Chironomidae. - Trustees of the British Museum, London, 233-331

Fittkau, E. J. 1954. Die Gattung *Neozavrelia* Goetghebuer (Dipt. Chironomidae). (Chironomidenstudien II). - Dt. Ent. Z. **1**: 161-179

– – 1971. Distribution and Ecology of Amazonian Chironomids (Diptera). - Can. Entomol. **103**: 407-413

– – 1978. Sich abzeichnende Verbreitungsmuster in der neotropischen - nearktischen Chironomidenfauna. - Mitt. Dtsch. Ges. Angew. Ent. **1**: 77-81

– – & F. Reiss 1979. Die zoogeographische Sonderstellung der neotropischen Chironomiden (Diptera). - Spixiana **2** (3): 273-280

Freeman, P. & P.S. Cranston 1980. II. Family Chironomidae. pp. 175 - 202. In: Crosskey, R. W. (Ed.): Catalogue of the Diptera of the Afrotropical Region. - Brit. Mus., 1437 pp.

Gillespie, J. M. 1974. A biosystematic study of Idaho Chironomini (Diptera: Chironomidae). - Ph.D. thesis University of Idaho, 389 pp.

Hunter, W.D. 1900. Catalogue of the Diptera of South America. Part I. Bibliography and Nematocera. - Trans. Am. Ent. Soc. **26**: 260-298

Lehmann, J. 1970. Revision der europäischen Arten (Imagines ♂♂) der Gattung *Parachironomus* Lenz (Diptera, Chironomidae). - Hydrobiol. **33**: 129-158

Lenz, F. 1921. Chironomidenpuppen und -larven, Bestimmungstabellen. - Dt. Ent. Z. **3**: 148-162

Mayr, E. 1975. Grundlagen der zoologischen Systematik. - Parey, Hamburg, Berlin. 370 pp.

Oliver, D.R. & M.E. Dillon 1989. The adult males of Chironomidae (Diptera) of the Holarctic region - Key to subfamilies. In: Wiederholm, T. (Ed.): Chironomidae of the Holarctic region - Keys and diagnoses. Part 3. Adult Males. - Ent. Scand. Suppl. **34**: 11-15

– – , – – & P.S. Cranston 1990. A catalog of Nearctic Chironomidae. - Research Branch, Agric. Can., Publ. **1857/B**, 89 pp.

Paggi, A. C. 1977. Formas imaginales y preimaginales de Quironómidos (Diptera). II. *Parachironomus longistilus* sp. nov. - Limnobios **1** (6): 200-206

– – 1979. Dos nuevas especies del género *Parachironomus* Lenz (Diptera, Chironomidae) y nuevas citas de Quironómidos para la Republica Argentina. - Physis, Sección B **38** (94): 47-54

Pinder, L.C.V. & F. Reiss 1983. 10. The larvae of Chironominae (Diptera, Chironomidae) of the Holarctic region - Keys and diagnoses. In: Wiederholm, T. (Ed.): Chironomidae of the Holarctic Region - Keys and diagnoses. Part 1. Larvae. - Ent. Scand. Suppl. **19**: 293-435

– – & – – 1986. 10. The pupae of Chironominae (Diptera, Chironomidae) of the Holarctic region - Keys and diagnoses. In: Wiederholm, T. (Ed.): Chironomidae of the Holarctic Region - Keys and diagnoses. Part 2. Pupae. - Ent. Scand. Suppl. **28**: 299-456

Reiss, F. 1972. Die Tanytarsini (Diptera, Chironomidae) Südchiles und Westpatagoniens. Mit Hinweisen auf die Tanytarsini-Fauna der Neotropis. - Stud. Neotrop. Fauna **7**: 49-94

– – 1973. Zur Hydrographie und Makrobenthosfauna tropischer Lagunen in den Savannen des Território de Roraima, Nordbrasilien. - Amazoniana **4**: 367-378

– – 1976. Charakterisierung zentralamazonischer Seen aufgrund ihrer Makrobenthosfauna. - Amazoniana **6**: 123-134

Rempel, J. G. 1940. Intersexuality in Chironomidae induced by Nematode parasitism. - J. Exp. Zool. **84**: 261-289

Roback, S. S. & N. Nieser 1974. Aquatic Hemiptera (Heteroptera) from the llanos of Colombia. - Proc. Acad. Nat. Sci. Phil. **126**: 29-49

Saether, O. A. 1977. Taxonomic studies on Chironomidae: *Nanocladius*, *Pseudochironomus*, and the *Harnischia*-complex. - Bull. Fish. Res. Bd. Can. **196**: 1-143

– – 1980. Glossary of Chironomid morphology terminology (Diptera: Chironomidae). - Ent. Scand. Suppl. **14**: 1-51

Sublette, J. E. & M. S. Sublette 1973. Family Chironomidae. In: Delfinado, M. & D. E. Hardy (Eds.). A catalogue of the Diptera of the Oriental region. Vol. I, suborder Nematocera. - University Press of Hawaii, Honolulu, pp. 389-422.

Townes, H.K. 1945. The Nearctic Species of Tendipedini (Diptera, Tendipedidae (= Chironomidae)). - Am. Midl. Nat. **34**: 1 - 206.

Walker, I. 1987. The biology of streams as part of Amazonian forest ecology. - Experientia **43**: 279-287

Wiederholm, T. (Ed.) 1983. Chironomidae of the Holarctic region. - Keys and Diagnoses. Part 1. Larvae. - Ent. Scand. Suppl. **19**: 1-457

– – 1986. Chironomidae of the Holarctic region. - Keys and Diagnoses. Part 2. Pupae. - Ent. Scand. Suppl. **28**: 1-482

– – 1989. Chironomidae of the Holarctic region. - Keys and Diagnoses. Part 3. Adult males. - Ent. Scand. Suppl. **34**: 1-532

Wülker, W. 1961. Untersuchungen über die Intersexualität der Chironomiden (Diptera) nach Paramermis-Infektion. - Arch. Hydrobiol. Suppl. **25**: 127-181

Zavrel, J. 1933. Larven und Puppen der Tanypodinen von Sumatra und Java. - Arch. Hydrobiol. Suppl. 11: 604-624

SPIXIANA	Supplement 20	99-114	München, 01.03.1994	ISSN 0177-7424	ISBN 3-923871-78-3

Nanocladius (N.) Kieffer from Africa south of the Sahara, with two new species and key

(Insecta, Diptera, Chironomidae, Orthocladiinae)

By **A. D. Harrison**

Harrison, A. D. (1994): *Nanocladius (N.)* Kieffer from Africa south of the Sahara, with two new species and key (Insecta, Diptera, Chironomidae, Orthocladiinae). – Spixiana Suppl. **20:** 99-114

Seven species of *Nanocladius (Nanocladius)* are recognized from Africa south of the Sahara. Males and females of *N. (N.) vitellinus* Kieffer, type species of the genus, are described in detail. Two new species are described: *argentiplumus* - males and females; and *saetheri* - male, female, pupa and larva. Females of Lehmann's *jannae* and *ortsi,* and the male of his *acutus* are described in detail. The taxonomic value of male und female antennae is emphasized.

Dr. A. D. Harrison, 111 a Berg Rd., Fish Hoek, 7975 South Africa.

Introduction

Freeman (1953) describes a species of *Nanocladius,* under the name *Eukiefferiella (Microcricotopus) niveipluma,* from the Great Berg River, Western Cape Province, South Africa. This species is characterized by having white antennal plume setae, with very long, curved terminal setae towards the tip of the clubbed, last flagellomere. The AR is 0.3-0.4. The female also has very long curved terminal setae on the last flagellomere.

However, in 1956 Freeman was able to examine the female holotype of *N. vitellinus* Kieffer, 1913 in the Museum National d'Histoire Naturelle, Paris. He found that it has antennae similar to those of his *E. (M.) niveipluma* and concludes, therefore, that *niveipluma* must fall as a synonym.

Freeman's dropping of the species *E. (M.) niveipluma* is not based on the British Museum series labelled "*N. vitellinus* Kieffer", but on the Paris holotype, therefore Saether's 1977 re-establishment of *N. niveiplumus* on the basis of the BMNH series must fall. At least two other species of *Nanocladius* are in this BMNH collection.

Saether (1977) examined some of the BMNH series of "*N. vitellinus*", concluding correctly that *Nanocladius* Kieffer, 1913 is the senior synonym of the genus *Microcricotopus.*

Unfortunately, he could not have seen any true specimens of the species *N. vitellinus* with its characteristic very long terminal antennal setae. The specimen which he illustrates as "Freeman's ? *vitellinus*" is another species (called spec. A. in this paper).

Moreover, Freeman (personal communication 1960) sorted and identified 26 specimens collected by Dr. F. M. Chutter from the Vaal River, Transvaal. Three, two males and a female, he identified as *N. vitellinus* and the rest as the "so-called short plumed variety". He comments, "typically the last segment of the antenna of *vitellinus* is short (AR 0.3) with 8-12 long curled hairs, each nearly as long as the whole segment which carries a few plume hairs at base. The atypical specimens seem to differ in having a long last antennal segment (AR perhaps 0.75) which, in the male, carries many plume hairs and a greater number of much shorter hairs at the apex than in the type form". He was of the opinion that the atypical form should be treated as a separate species.

In this present paper *N. vitellinus* Kieffer, with its striking antennal structure, is described in more detail. The "atypical form" mentioned by Freeman in his personal communication (1960) is here described as a new species.

Freeman (1956) described only 2 species of *Nanocladius*, *N. vitellinus*, those with white antennal setae, and *N. brunneus* Freeman, those with dark or brown setae. Saether (1977) in his key to males also uses this antennal setal character for identification.

General features of the species of *Nanocladius (Nanocladius)* considered in this paper

All fall into the genus *Nacocladius* and the subgenus *Nanocladius*, both as defined by Saether (1977).

They fall into two groups, those with white or silvery antennal plumes, almost colourless in slide mounts, and those with brown antennal plumes, yellowish to brown in slide mounts. The former are found in the slower reaches of rivers and in lakes, the latter in the upper torrential zones of rivers.

Head. In males the structure of the last flagellomere, with its terminal setae, is characteristic and very useful taxonomically. This is less so in females but there are differences and the antennae of *N. vitellinus* are very distinctive.

Thorax. Females have one median antepronotal seta per side (Figs 1-2); males do not; though there may be signs of a rudiment. All have a light coloured patch in the centre of the scutum bearing two acrostichal setae, side by side (Fig. 9). In the white-plumed species these are rudimentary in males and very short in the females; in the brown-plumed species they are short in both sexes but rudimentary in the males of *N. acutus*.

Wings. All species have the costa extended beyond R_{4+5} in both sexes.

Legs. The males of the white-plumed species have the basal half of the femora of the mid and hind legs slightly darker than the distal half, but not the brown-plumed males. All females of the white-plumed species have sensillae chaeticae on tarsomere 1 of the mid leg (see also Saether 1977), but none was found on any males or on females of the brown-plumed species.

Abdomen. The setation of the abdominal tergites (Fittkau & Lehmann 1970) does appear to be a useful taxonomic character but cannot be used alone (Figs 3-8).

Hypopygium. All except *N. ortsi* have microtrichia on the tip of the anal point, all have distinct gonocoxal lobes, some more acute than others.

Female genitalia. In all, sternite VIII forms a floor under the anterior part of the vagina and all have 2 setigerous protrusions on tergite IX; gonopophysis VIII is divided widely into broadly triangular ventrolateral lobes, each with a tuft of long microtrichia at the apex (shown on the right of the figures), narrow dorsomesal lobes and weak apodeme lobes (shown on the left of the figures). Gonocoxite IX more or less equal in size to the cerci. Seminal capsules are large with small necks ventrally, and ducts are convoluted or looped and glandular for their whole length with separate openings and no obvious bulbs in most. Segment X is normally developed, post genital plate small but distinct and cerci small, always much shorter than the seminal capsules.

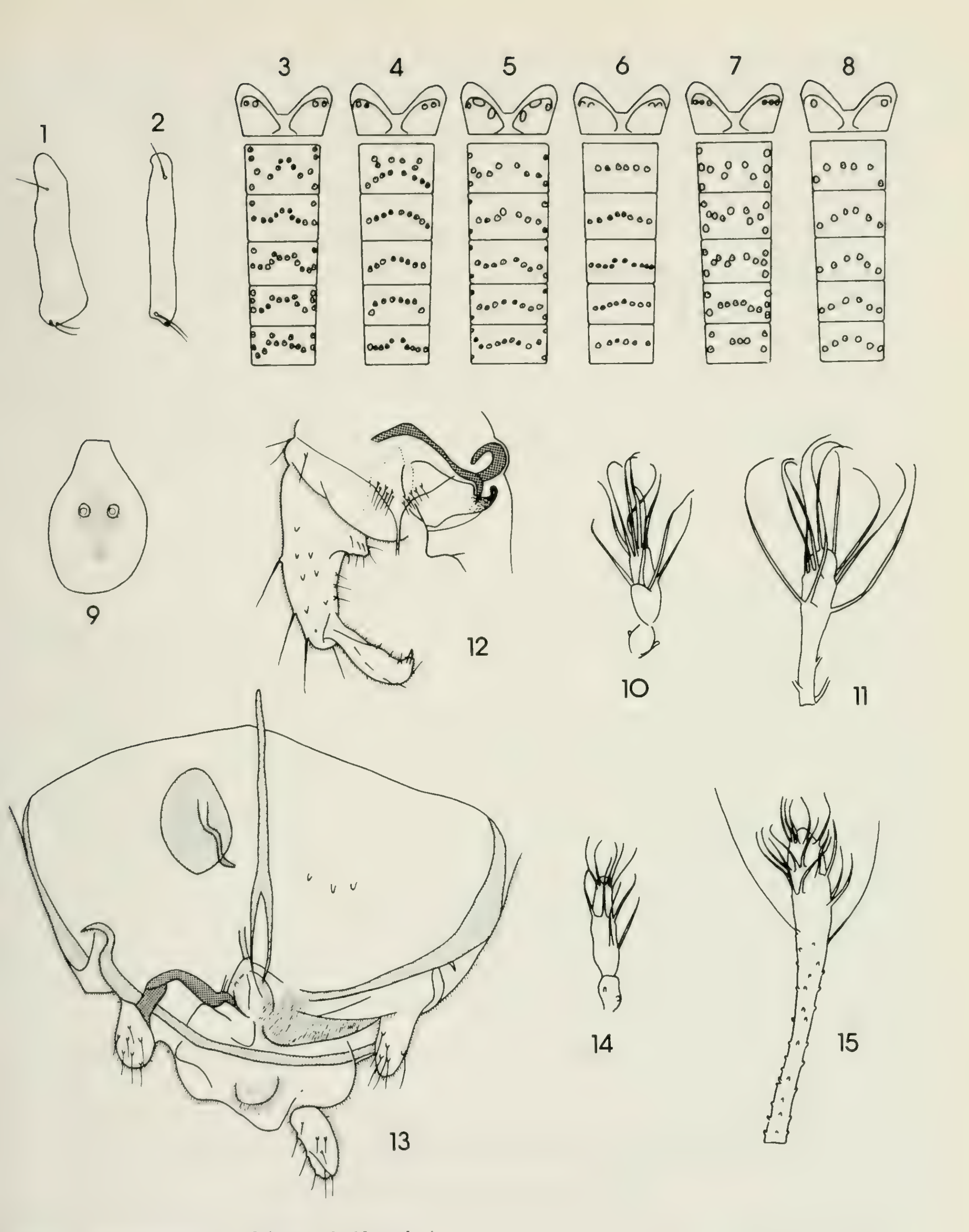
Methods

Specimens of the first two species had been on pins since 1960 and had to be mounted in Euparal. The wings were removed and mounted, then the rest of the specimen was removed from the pin into 10 % KOH and softened for about 12 hours at room temperature (20 °C), then washed in alcohol and mounted on the same slide as the wings. Specimens of the other species were preserved in 70 % alcohol and mounted in Canada balsam dissolved in cellosolve.

Station numbers (ET) refer to sampling sites described by Harrison & Hynes (1988).

Key to adult males

1. Antennal plume setae white, colourless when mounted .... 2.
– Antennal setae brown, yellow to brown when mounted .... 4.



Figs 1-2. Antipronotum. 1. *N. jannae*. 2. *N. saetheri*.
Figs 3-8. Setation of abdominal tergites I, III-VII. 3. *N. vitellinus* ♂. 4. *N. vitellinus* ♀. 5. *N. argentiplumus* ♂. 6. *N. argentiplumus* ♀. 7. *N. saetheri* ♂. 8. *N. saetheri* ♀.
Fig. 9. Acrostichal setae of *N. saetheri*.
Figs 10-13. *N. vitellinus*. 10. End flagellomere ♀. 11. End flagellomere ♂. 12. Hypopygium. 13. ♀ genitalia.
Figs 14-15. *N. argentiplumus*. 14. Flagellomere ♀. 15. Flagellomere ♂.

2. Last flagellomere with long curved setae, as long as or longer than the flagellomere, very few normal plume setae on base (Fig. 11) .... *N. vitellinus*

– Last flagellomere with curved terminal setae shorter than flagellomere, many normal plume setae on base .... 3.

3. Longest terminal setae 0.2 times length of flagellomere (Fig. 15) .... *N. argentiplumus*

– Longest terminal setae at least 0.4 times length of flagellomere (Fig. 19) .... *N. saetheri*

4. Terminal setae 1.5 times length of last flagellomere which has 3 or 4 normal plume setae at base (Fig. 34) .... *N. acutus*

– Longest terminal seta only slightly longer, or clearly shorter than last flagellomere .... 5.

5. Longest terminal seta slightly longer, or subequal to last flagellomere, which has one normal plume seta at base (Fig. 31) .... *N. jannae (N. brunneus?)*

– All terminal setae clearly shorter than last antennomere which has at least 6 normal plume setae at base (Fig. 33) .... *N. ortsi*

Note: The male of *N.* spec. A is unknown.

Key to adult females

1. Antennae with 4 flagellomeres .... *N.* spec. A

– Antennae with 5 flagellomeres .... 2.

2. Antennal setae white, colourless when mounted .... 3.

– Antennal setae brown, yellow to brown when mounted .... 5.

3. Last flagellomere with longest seta 1.6 times its length (Fig. 10) .... *N. vitellinus*

– Setae on last flagellomere shorter than its length .... 4.

4. Abdominal tergites IV to VI with 3 setae per side (Fig. 8) .... *N. saetheri*

– Abdominal tergites IV to VI with at least 4 setae per side (Fig. 6) .... *N. argentiplumus*

5. Penultimate flagellomere with 2 thin setae (Fig. 30), 3 dorsocentral setae .... *N. jannae (N. brunneus?)*

– Penultimate flagellomere with 4 robust setae (Fig. 32), 7 dorsocentral setae .... *N. ortsi*

Note. The Female of *N. acutus* is unknown but as the male has only 3 dorsocentrals the female may be similar to that of *N. jannae* in this respect.

Group A: Species with white antennal setae in males and females

Nanocladius (Nanocladius) vitellinus Kieffer

Eukiefferiella (Microcricotopus) niveipluma Freeman, 1953; *Nanocladius vitellinus*, Freeman 1956; Freeman & Cranston 1980.

This description is based on two males and one female, all orginally pinned, and is an amplification of Freeman's (1956) description.

Adult male (N = 2)

Wing length. 1.19-1.62 mm.

Colour. Head mostly brown, antennae light, setae shiny white on pinned specimens, light, yellow to almost colourless in mounted specimens. Thorax dark brown; legs brown, basal half of femora of mid and hind legs darker. Abdomen mostly dark brown but anal half of tergites VI and VII lighter. Hypopygium brown.

Head. AR 0.37 and 0.38, antennae with 13 flagellomeres, the end one club-shaped with about 10 very long and curved terminal setae, a few normal plume setae on the base (Fig. 11), as long as or longer than the flagellomere, a few normal setae at the base of the antennomere. Setation: Outer verticals 1, inner verticals nil, clypeals 6; vestigial ocelli present. Palp semgents: 20, 46, 58, 74, 115 µm.

Thorax. Setation: Lateral antepronotals 4, dorsocentrals 6-7, acrosticals nil, prealars 1 or 2, suctellars 1 or 2 per side.

Wings. Setation: Brachiolum 1, R2, R_1 nil, R_{4+5} nil, squama 6.

Legs. LR fore 0.57, mid 0.40, hind 0.47. No sensillae chaeticae.

Abdomen. Setal pattern Fig. 3.

Hypopygium (Fig. 12): Tergite IX has 8 or 12 setae and lateral tergite IX 3 setae; the anal point has 2 small microtrichia at the tip.

Adult female (N = 1)

Wing length. 1.5 mm.

Colour. Lighter than male. Head light brown, antennae light brown, setae white. Thorax yellowish, scutal stripes brown and separate, scutellum, postnotum and preepisternum brown; legs brown, basal half of femora of mid and hind legs slightly darker. Abdomen light brown but sternite VIII and posterior edge of tergite IX darker brown.

Head. AR 0.44, 5 flagellomeres. Setation: Outer verticals 1, inner verticals nil, clypeals 8. Vestigial ocelli present. Palp segments: 34, 46, 64, 104, 184 µm.

Thorax. Setation: Antepronotals 6, dorsocentrals 9, acrosticals nil, prealars 2, scutellum 2 per side.

Wings. Setation: Brachioloum 1, R 11, R_1 2, R_{4+5} 1, squama 7.

Legs. LR fore 0.55, mid 0.44, hind 0.51. Sensillae chaeticae about 5 on the basal 0.25 of tarsomere 1 of the mid leg.

Abdomen. Tergite setation in Fig. 4.

Genitalia (Fig. 13). Ventrolateral lobes with very long microtrichia medially, dorsomedial lobe present, apodeme lobe weak; coxosternapodeme strongly developed and dark; genocoxapodeme large and curved; setigerous protrusions of tergite of IX with 6 setae each (not in figure): Just proximal to these the tergite is strengthened by a strongly chitinized transverse bar (in figure); gonocoxite IX with about 10 setae; postgenital plate rounded, cerci small, 50 µm, 0,73 of length of seminal capsule. Seminal capsule oval and brown with small funnel-shaped neck; (the capsules and ducts became badly displaced during the softening with KOH and the shape of the ducts could not be properly determined but they seem to be convoluted and glandular for their full length, ending separately with no obvious bulbs).

Specimens examined. 1♂, 1♀ from the Vaal River at Standerton, 30° 03'E, 26° 17'S; 1♂ from Kafferspruit, 29° 51'E, 26° 37'S, both in the Transvaal, S. Africa; coll. F. M. Chutter.

Comments. The long terminal antennal setae of both males and females can be discerned at magnifications as low as 10 ×, making them easy to sort from other species with white antennal setae.

Ecology. The specimens examined came from a section of the Vaal and a similar river where occasional torrents alternate with slow-flowing reaches. The type series of *niveipluma* came from a similar zone of the Great Berg River, Western Cape, South Africa, see also Scott 1958. Kieffer's type specimen came from the foothills of Mt. Kilimanjaro, Tanzania, at 1372 m.

Distribution. Western Cape Province, South Africa to Tanzania.

Nanocladius (Nanocladius) argentiplumus, spec. nov.

Nanocladius (Nanocladius) niveiplums (Freeman), Saether 1977

This description is based on 5 males and one female, from the Vaal River, Transvaal, originally pinned.

Types. Holotype: ♂, Vaal River, Standerton, Transvaal, South Africa, Chutter 1960 (ZSM). - Paratype: 1♀, same date (ZSM).

Adult male (N = 5)

Colour. Head dark brown, frons lighter; palps and antennae light brown, last flagellomere darker, setae colourless, silvery white in live and pined specimens. Thorax mostly dark brown, anepisternum lighter, legs brown with proximal half of mid and hind femurs slightly darker. Abdomen brown, distal halves of tergites VI and VII lighter.

Wing length. 1.2-1.3 mm.

Head. AR 0.72-0.76; 11 flagellomeres, the end one club-shaped with about 30 short, slightly curved terminal setae shorter than the clubbed end, and numerous, long, fine plume setae on proximal two-thirds (Fig. 15). Setation: Outer verticals 1, inner verticals nil, clypeals 5 or 6; vestigial ocelli present. Palp segments: 23, 35, 48, 71, 92 µm.

Thorax. Setation: Antepronotals 2, dorsocentrals 7, prealars 1, scutellars 0-2 per side.

Wings. Setation: Brachiolum 1 (seen only on one specimen, the others had nil), R 1 or 2, R_1 nil, R_{4+5} nil, squama 5.

Legs. LR fore 0.56-0.58, mid 0.55, hind 0.51. No sensillae chaeticae.

Abdomen. Setation of tergites I and III-VII in Fig. 5.

Hypopygium (Fig. 16). Tergite IX with 6 curved setae, lateral tergite IX with 3 setae; anal point with two minute setae at tip; gonostylus slightly squared off terminally.

Adult female (N = 1)

Colour. Head brown, frons lighter, palps and antennae brown, antennal setae colourless, white on pinned specimens. Thorax mostly light brown, scutal stripes separate on yellow background, anepisternum lighter, legs light brown. Abdomen light brown but sternite VIII slightly darker.

Wing length. 1.3 mm.

Head. AR 0.73; 5 flagellomeres, last one with slightly curved setae shorter than flagellomere (Fig. 14). Setation: Outer verticals 1, inner verticals nil, clypeals 6. Vestigial ocelli present. Palp segments: 23, 25, 58, 81, 108 µm.

Thorax. Setation: Antepronotals 3, dorsocentrals 8, prealars 1, scutellum 1 per side.

Wings. Setation: Brachiolum nil, R 8, R_1 3 or 4, R_{4+5} 12 or 14, squama 4.

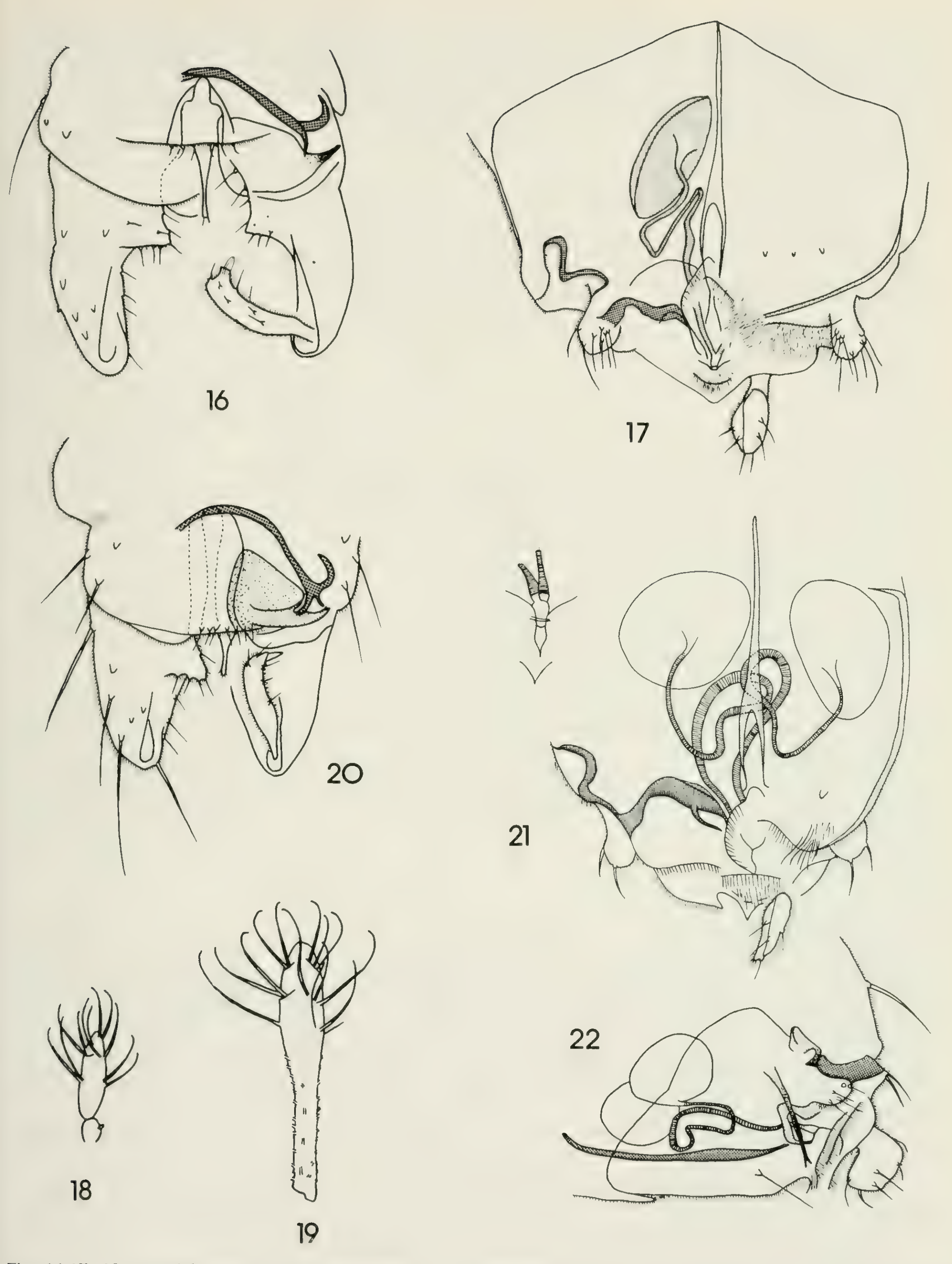
Legs. LR fore 0.55, mid 0,43, hind 0.50; sensillae chaeticae - a few on basal 0.25 of tarsomere 1 of mid leg.

Abdomen. Setation of tergites I and III-VII on Fig. 6.

Genitalia (Fig. 17). Gonopophysis VIII divided into two obtuse lobes with very long microtrichia, dorsomedial and apodeme lobes present (on left of figure); coxosternapodeme narrow and light brown, gonocoxapodeme irregular in shape; protrusions of tergite IX with 3 setae each (not in figure); gonocoxite IX large with 9 or 10 setae, 4 forming a raised ventral clump; segment X normal, postgenital plate rounded with large microtrichia, cerci small 51 µm, 0.6 of length of seminal capsule. Seminal capsules brown (they were damaged by the softening but are probably oval in shape), small funnel-shaped neck ventrally; ducts are convoluted, glandular for their full length and wider in distal half, openings are separate with no bulbs.

Specimens examined. 2♂♂, 1♀ Vaal River, Standerton, 29° 15'E, 26° 17'S; 2♂♂, Vaal River, Standerton - Villiers road, 28° 44'E, 26° 59'S; 1♂, Klein Vaal River near its confluence with the vaal, 30° 08'E, 26° 49'S, all Transvaal S. Africa; coll. F. M. Chutter.

Comments. This is undoubtedly the species described by Saether (1977) under *N. (N.) niveiplumus* as his details of the male and female fit with a few minor variations. This species differs from *vitellinus* not only in the antennal structure of both males and females, but also in the fewer setae on tergite IX of the



Figs 16-17. *N. argentiplumus.* 16. Hypopygium. 17. ♀ genitalia.
Figs 18-22. *N. saetheri.* 18. End flagellomere ♀. 19. End flagellomere ♂. 20. Hypopygium. 21. ♀ genitalia (ventral). 22. ♀ genitalia (lateral).

male, the structure of the gonostylus of the male, which is more squared off terminally, and in details of the female genitalia, such as the thinner coxosternapodeme of VIII, only 3 setae per side on the dorsal tergite of IX and the weaker chitinization of IX.

Ecology. From sections of the Vaal River with torrents alternating with long, slow-flowing sections.

Distribution. So far only known from the Transvaal, South Africa.

Nanocladius (Nanocladius) saetheri, spec. nov.

This description is based on 5 males, 2 females, 5 larvae and one pupa from Lake Awasa, Ethiopia. They were preserved in alcohol and mounted in Canada balsam. Asscociation of stages was complete as the pupa contained a pharate male and one of the larvae was a prepupa with thoracic horn.

Types. Holotype: ♂, 10.12.1983, Lake Awasa, Ethiopia (ZSM). - Paratype: 1♀, 15.4.1982, Lake Awasa, Ethiopia (ZSM).

Adult male (N = 5)

Wing length: 1.13 mm.

Colour. Head mostly dark brown, frons lighter, palps and antennae light brown, last flagellomere dark, antennal setae white. Thorax scutum, scutellum, and postnotum dark brown, preepisternum brown, anepisternum lighter; legs brown, proximal half of femora of mid and hind legs darker. Abdomen tergites dark brown, lighter patches on distal half of VI and VII. Hypopygium brown.

Head. AR 0.45-0.5, antennae with 13 flagellomeres, the end one club-shaped with about 20 curved terminal setae (Fig. 19), and with a large number of normal plume setae on the basal half. Setation: Outer verticals 1, inner verticals nil, clypeals 6; vestigial ocelli present. Palp segments: 20, 34, 48, 80, 133 µm.

Thorax. Setation: Antepronotals nil, dorsocentrals 6 or 7, prealars nil or 1, scutellars nil or 1 per side.

Wings. Setation: Brachiolum 1, R nil, R_1 nil, R_{4+5} nil, squama 1.

Legs. LR fore 0.61, mid 0.38, hind 0.53; sensillae chaeticae nil.

Abdomen. Setal pattern Fig. 7. There is considerable vatriation from the pattern shown, some specimens having fewer setae in a more symmetrical arrangement, for instance III can have 5 per side, IV 4 per side, V 5 per side and VI 5 per side.

Hypopygium (Fig. 20). Tergite IX has 6 or 7 setae and lateral tergite IX 4 setae, the anal point has 5 or 6 setae terminal and just subterminal; the gonostylus is a fairly narrow (width/length 0.4) with distal end somewhat rounded.

Adult female (N = 1)

Wing length: 0.9 mm.

Colour. Lighter than the male. Head vertex dark brown, the rest lighter, palps and antennae brown, antennal setae white. Thorax scutal stripes dark brown on light brown background, well separated, scutellum and postnotum dark brown, preepisternum brown, anepisternum light brown; legs light brown, proximal half of femora of mid and hind legs darker. Abdomen tergites dark brown, genitalia light brown but sternite VIII darker.

Head. AR 0.7, 5 flagellomeres, last one club-shaped with about 14 curved setae, all shorter than flagellomere (Fig. 18). Setation: Outer verticals 3, inner verticals nil, clypeals 6. Vestigial ocelli not apparent. Palp segments: 21, 23, 35, 51, 115 µm.

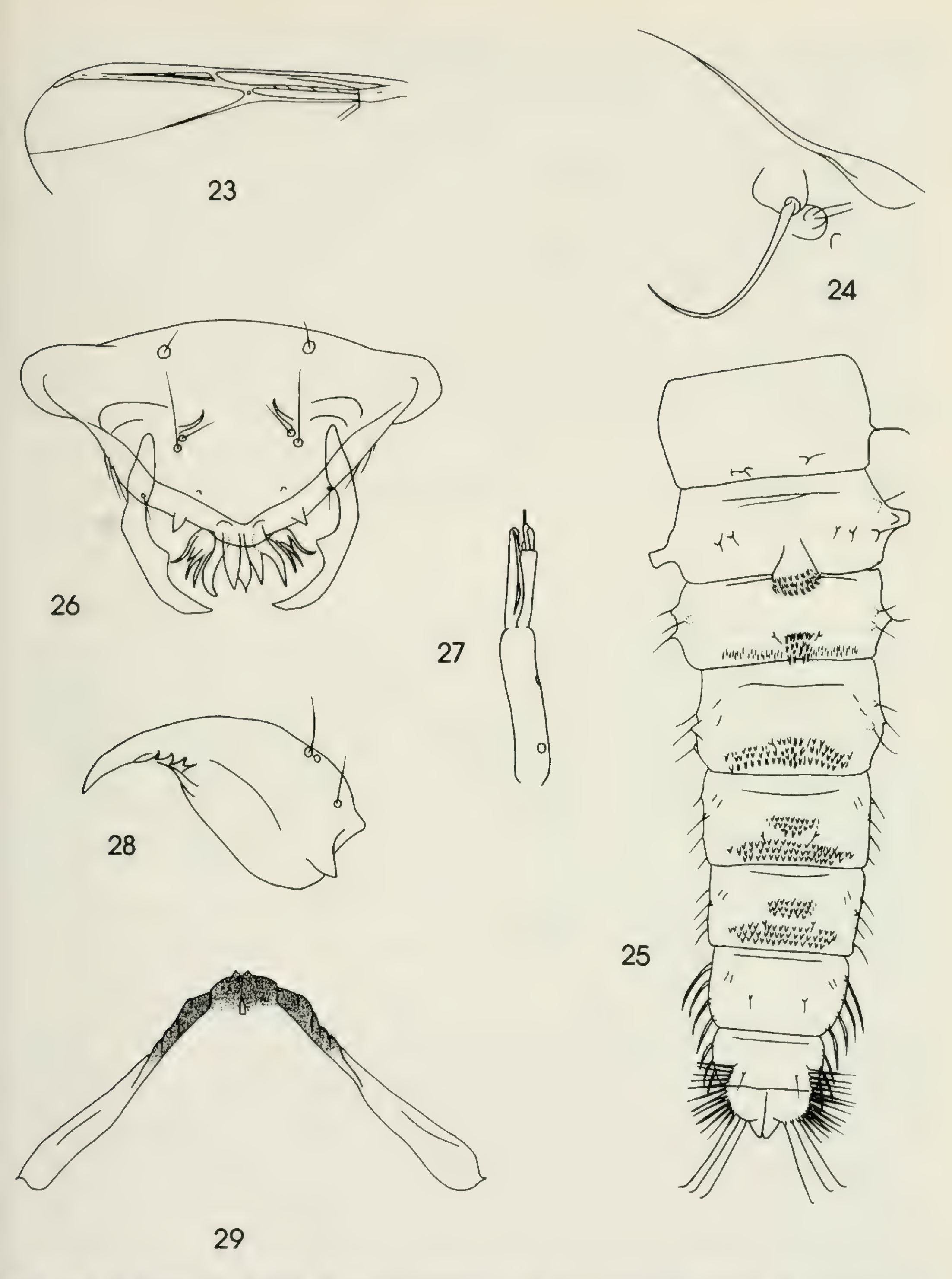
Thorax. Setation: 1 median, 2 lateral antepronotals (Fig. 2), dorsocentrals 8-9, prealars 1, sucutellars 1 per side.

Wings. Costa somewhat thickened near tip so that R_{2+3} and wing membrane are constricted to narrow groove (Fig. 23). Setation: Brachiolum 1, R 3 or 4, R_1 1, R_{4+5} 2, squama 2.

Legs. LR fore 0.45, mid 0.50, hind 0.48. 2 sensillae chaeticae on basal 0.25 of tarsomere 1 of mid leg.

Abdomen. Tergite setation in Fig. 8; there are only 3 setae per side.

Genitalia (Figs. 21-22). Ventrolateral lobes of gonopophysis VII with long microtrichia at the tip, dorsomedial lobe very thin, apodeme lobe present; coxosternapodeme narrow, gonocoxapodeme large and curved; tergite IX strongly chitinised and divided into 2 low lobes with 2 setae each (Fig. 22); gonocoxite IX



Figs 23-29. *N. saetheri*. 23. ♀ wing. 24. Pupa cephalic horn. 25. Pupa abdominal tergites. 26. Larva labrum. 27. Larva antenna. 28. Larva mandible. 29. Larva mentum.

with 5 setae; postgenital plate rounded with long microtrichia, cerci small 34 µm, 0.60 the length of the seminal capsule. Seminal capsules oval and colourless, with small funnel-shaped neck ventrally, ducts convoluted, middle section wider, glandular for full length, opening separately with narrow bulb (Fig. 21).

Pupa (N = 1)

Similar to diagnosis in Coffman et al. (1986).

Length 2.2 mm.

Colour. Light yellow preserved in alcohol.

Cephalothorax. Frontal setae long, on tubercles on frontal apotome, 2 large postorbitals 2 median antepronotals on tubercles, 1 lateral antepronotal, thoracic horn (Fig. 24) long and tapering with no spinules, 4 dorsocentrals, 3rd small, prealars absent.

Abdomen (Fig. 25). No shagreen discernible, tergite II with 3 rows of posterior hooklets on a distal protruberance, tergite III with posterior row of hooklets interrrupted in the centre by a patch of spines; tergite IV with a broad posterior patch of spines, tergites V and VI with both median and posterior patches of spines; tergites VII and VIII without spines. Pedes spurii A present on sternites V and VI, pedes spurii B on segment II.

Abdominal setation as in Fig. 25, LS setae of VII and VIII and anal fringe flattened. Anal lobe with 3 equally long macrosetae, longer than lobe, male genital sacs overreaching anal lobe.

Larva (N = 5)

Similar to diagnosis in Cranston et al. (1983).

Length. 2.3-2.6 mm. Head capsule length 240-259 µm (N = 4).

Colour. Head yellowish, teeth of mandible and mentum dark brown and thin dark occipital rim. Body yellowish (preserved), claws yellow.

Antennae (Fig. 27). With 5 segments, segment 5 very small, AR 0.78, ring organ on basal 0.25 of segment 1; blade reaches to end of segment 3, accessory blade almost as long as blade; Lauterborn organs small.

Labrum (Fig. 26). S I appears to be absent or reduced to a scar, S II and III weak and simple, chaetae simple; pecten epipharxnx of three equal pointed spines; 1 pair of chaetulae basales present and only 4 pairs of chaetulae laterales could be discerned; premandible with simple apical tooth.

Mandible (Fig. 28). Apical tooth much longer than combined with of 3 inner teeth, seta subdentalis pointed, no seta interna.

Mentum (Fig. 29). Median tooth broad and partially double, 6 pairs of lateral teeth, the first 2 broad and flat, the rest pointed; ventromedial plate long, caudolateral apex rounded with point.

Maxilla. Similar to Fig. 9.45 F of Cranston et al. (1983) but chaetulae of palpiger fairly large and subtriangular, lacinal chaetas simple, seta maxillaris simple.

Body. Anterior and posterior claws all smooth, anal tubercles shorter than the post parapods, tips rounded.

Specimens examined. 5♂♂, 2♀♀, 1 pupa and 5 larvae from Lake Awasa, Ethiopian Rift Valley, coll. A. D. H. and Tilahun Kibret, 1982-1984. Larvae were also seen from nearby Lake Ziwai, coll: C. Tudorancea, 1984-1985.

Comments. The pupae key out to the *bicolor* group and the larvae also, based on the claws; the larval AR is much smaller than that of species reported in Cranston et al. (1983).

Ecology. The larvae came from the marginal vegetation beds of Lakes Awasa and Ziwai. Dejoux (1983) reports a possible *Nanocladius* larva from Lake Chad.

Distribution. Lakes in the Ethiopian Rift Valley.

Nanocladius (Nanocladius) spec. A

Nanocladius (Nanocladius) spec. ? *vitellinus*, Saether 1977.

Saether described this species from a female from Khartoum, Sudan, which was included in the material labelled as *N. (N.) vitellinus* Kieffer by Freeman in the British Museum (Natural History). It belongs to Group A, species with white antennal setae, but not any to the species described above, as it has only 4 flagellomeres.

It is a small female (wing length 0.87 mm) with an AR of 0.57. The end flagellomere has slightly curved setae, some of which appear to be almost as long as the flagellomere; there are 2 sensillae chaeticae on the basal 0.25 of tarsomere 1 of the mid leg. The genitalia appear to be very similar to those of *N. saetheri*.

The specimen was collected at a light by D. J. Lewis, 53/19/9, and probably emerged from the lower, warmer reaches of the Nile.

Group B: Species with brown antennal setae in males and females

Nanocladius (Nanocladius) jannae Lehmann, 1979

Nanocladius (Nanocladius) jannae Lehmann, 1979

This description was based on 2 males from Zaire and one from Ethiopia.

Adult male (N = 3)

Length of wing. 1.1 mm.

Colour. Mostly brown to dark brown. Legs brown, femurs a uniform brown.

Head. AR 0.29, 13 flagellomeres with brown setae, last flagellomere (Fig. 31) with about 20 terminal setae, only slightly curved at tips and one normal setae near base. Setation: Outer verticals 1, inner verticals nil, clypeals 4; vestigial ocelli present. Palp segments: 14, 24, 36, 60, 89 µm.

Thorax. Setation: Antepronotals 1 or 2, dorsocentrals 3, prealars, 1, scutellars 1 per side.

Wings. Setation: Brachiolum 1, R nil, R_1 nil, R_{4+5} nil, squama 1.

Legs. LR for 0.55 mid 0.40, hind 0.56. No sensillae chaeticae.

Abdomen. Setal patterns as in Lehmann, most tergites with only 3 setae per side.

Hypopygium. As in Lehmann, tergite IX with 4 or 5 setae and two dorsolateral setae, anal point with a few minute terminal setae; gonocoxite with narrow dorsomedial ridges with no microtrichia. General shape rather like *N. acutus* (Fig. 38) but gonocoxite lobe usually less acute and gonostylus somewhat broader with tip more rounded.

Adult female (N = 2)

Lehmann's description is amplified as follows.

Length of wing. 1.0 mm.

Colour. Similar to male but lighter.

Head. AR 0.60, 5 flagellomeres, last flagellomere (Fig. 30) with curved terminal setae not much more than 1.25 times the length of the segment, penultimate flagellomere with 2 thin setae, usually on one side. Setation: Outer verticals 1 or 2, inner verticals nil, clypeals 4. Vestigial ocelli present. Palp segments: 17, 31, 46, 62, 96 µm.

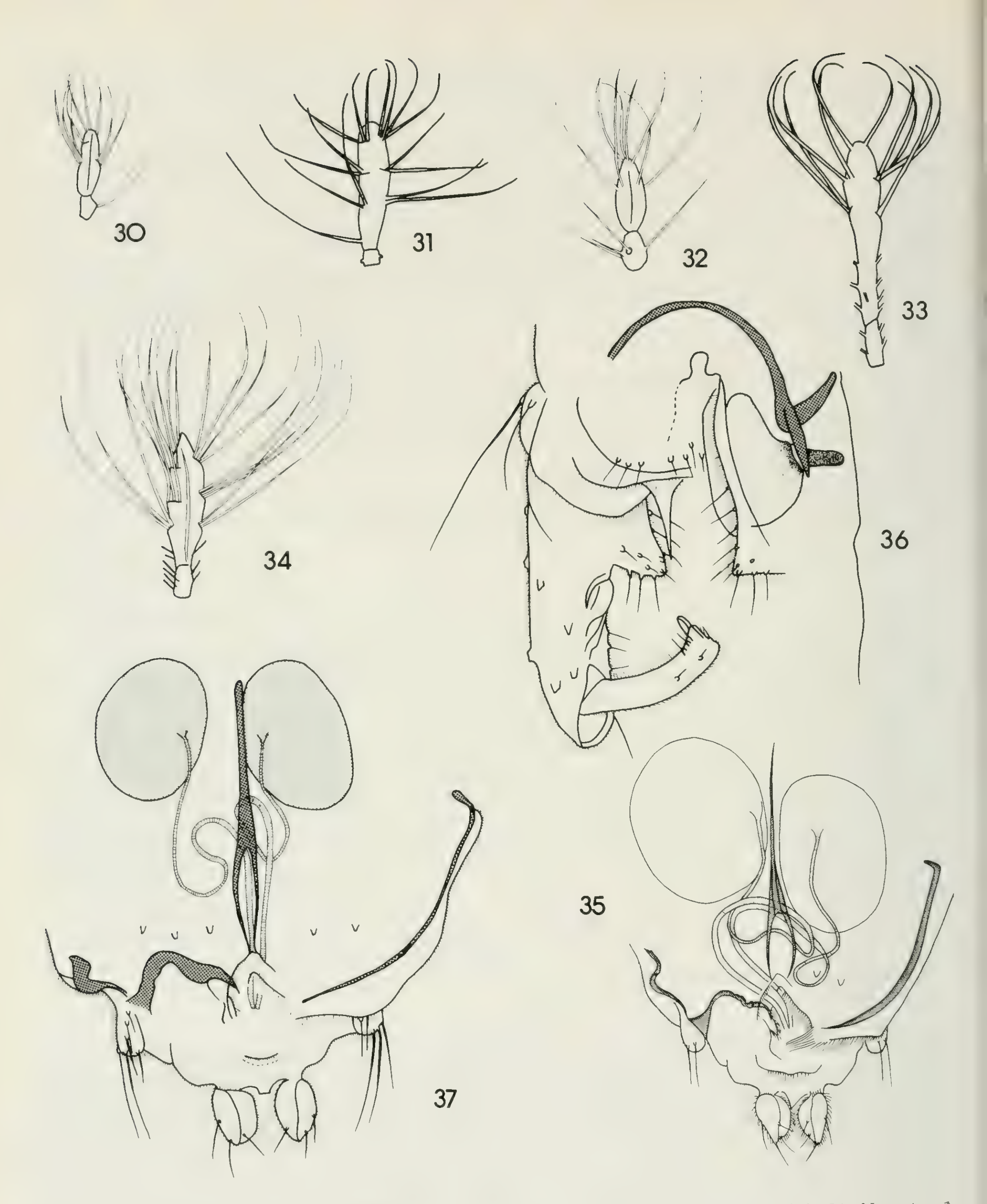
Thorax. Setation: Medial antepronotals 1, lateral antepronotals 2 (Fig. 1), dorsocentrals 3, prealars 1, scutellum 1 per side.

Wings. Setation: R 1 or 2, R_1 nil, R_{4+5} 1 or 2 on produced tip, squama 1.

Legs. LR fore 0.52, mid 0.39, hind 0.50. No sensillae chaeticae.

Abdomen. Setal pattern similar to male.

Genitalia (Fig. 35). Lobes of gonopophysis VIII with very long microtrichia on medio-posterior tip, dorsomedial lobe and weak apodeme lobe present; coxosternapodeme well developed, gonocoxapodeme narrow, curved; tergite IX with 2 or 3 setae on paired protrusions; gonocoxite X with 4 setae, postgenital plate not rounded, almost straight with slight central protrusion; cerci small, 34 µm, 0.4 of seminal capsules which are large, 82 µm, and colourless, small funnel-shaped necks ventrally; ducts are coiled, broader distally, separate openings with no obvious bulbs.



Figs 30-34. End flagellomere. 30. *N. jannae* ♀. 31. *N. jannae* ♂. 32. *N. ortsi* ♀. 33. *N. ortsi* ♂. 34. *N. acutus* ♂.
Fig. 35. *N. jannae*. ♀ genitalia.
Fig. 36. *N. ortsi*. Hypopygium.
Fig. 37. *N. ortsi*. ♀ genitalia.

Pupa

Lehmann describes the pupa; the thoracic horn is short, pointed with spines on the distal half and long terminal spines. Abdominal tergites 5 and 6 have small central patches of spines and distal rows of large spines; the anal macrosetae are strongly curved inwards.

Larva

Unknown

Specimens examined. ♂♂: 2 from Kalengo, Zaire, 72/9/16 and 72/10/22, coll. J. Lehmann; 1 from the Wabe Shebele River, 2500 m, Station ET. 30, 84/1/24, coll. A. D. H. ♀♀: 2 from Kalengo, Zaire, 72/9/22 and 72/11/20, coll. J. Lehmann.

Comments. *N. (N.) jannae* may eventually fall as a synonym of *Nanocladius (N.) brunneus* Freeman (Freeman 1956), which has an AR of about 3, and the terminal setae of the male antennae are "only slightly curved".

Ecology. All these specimens came from fast-flowing streams in the mountains, *N. (N.) brunneus* was found in a similar fast-flowing river in South Africa. However, the rarity of larvae in the Ethiopian river samples, taken from stony torrents, indicates that the real microhabitat was not being sampled. They could be living in quieter spots at the edge of the stream.

Distribution. Kivu District, Zaire, to the Ethiopian Highlands. *N. (N.) brunneus*: Western Cape Province, South Africa.

Nanocladius (Nanocladius) ortsi Lehmann, 1979

Nanocladius (Nanocladius) ortsi Lehmann, 1979.

Males and females were associated, as pharate specimens of both were found in pupae with the same structure by Lehmann (1979). The following description amplifies Lehmann's description.

Adult male (N = 4)

Length of wing. 1.44 mm.

Colour. Mostly brown to dark brown, antennal setae brown, legs brown, femora uniform brown.

Head. AR 0.38, 13 antennomeres, last antennomere with about 12 long and strongly curved terminal setae (Fig. 33), the longest slightly longer than the antennomere, 8 or more normal setae on the base of the antennomere. Setation: Outer verticals 1, inner verticals nil, clypeals 6. Vestigial ocelli present. Palp segments: 22, 46, 62, 89, 120 μm.

Thorax. Setation: Antepronotals nil, dorsocentrals 3-5, prealars 1, scutellars 1 per side.

Wings. Setation: R nil, R_1 nil, R_{4+5} nil, squama 1.

Legs. LR fore 0.60, mid 0.50, hind 0.53. No sensillae chaeticae.

Abdomen. Setal pattern as in Lehmann; most of the tergites have 4 setae per side.

Hypopygium (Fig. 36). Lehmann did not illustrate this so it is shown here. Tergite IX with 6 or 7 setae, lateral tergite IX with 3 setae. No setae could be detected on the tip of the anal point which comes to a fine point. Gonocoxite with narrow, dorsomedial ridges with no microtrichia.

Adult female (N = 2)

Length of wing. 1.26 mm.

Colour. Similar to male but lighter.

Head. AR 0.56, 5 flagellomeres, last flagellomere with long, curved, apical setae 1.5-2 times its length, penultimate flagellomere with 4 robust setae (Fig. 32). Setation: Outer verticals 2, inner verticals nil, clypeals 6. Vestigial ocelli present. Palp segments: 29, 43, 65, 86, 136 μm.

Thorax. Setation: 1 medial, 2 lateral antepronotals, dorsocentrals 7, prealars 1, scutellum 1 per side.

Wings. Setation: R 6, R_1 1, R_{4+5} 1 at tip, squama 2.

Legs. LR for 0.56, mid 0.46, hind 0.61. No sensillae chaeticae.

Abdomen. Setal pattern similar to the male.

Genitalia (Fig. 37). Long microtrichia at the tip of gonopophysis VIII, small dorsomesal and apodeme lobes present; coxosternapodeme very narrow, gonocoxapodeme broad and curved (difficult to discern in teneral female); protrusions of tergite IX with 3 setae each; gonocoxite IX with 6 setae; postgenital plate slightly convex with long microtrichia, cerci small, 39 µm, 0.5 length of seminal capsule which is oval and brown, with small funnel-shaped necks ventrally, ducts convoluted, distal section wider, glandular for full length, no bulbs, separate openings.

Pupa

Thoracic horn long and pointed with small teeth, central spine patches on abdominal tergites V and VI, posterior fringe of long teeth on V but not on VI, anal macrosetae not curved inwards (Lehmann 1979).

Larva

Unknown.

Specimens examined. Zaire: 1♂ and 2♀♀ from Kalengo, 72/11/20, 72/9/15, 72/10/23, coll. J. Lehmann; Ethiopia: 2♂♂ from the Zenbaba River, Station ET. 18, at 2850 m, 84.1.12.; 1♂ from the Abo-Kebene, Station ET. 2 C, 84.11.8, at 2450 m, coll. A. D. H.

Comments. Males of *N. ortsi* can be distinguished easily from those of *jannae* by means of the setation of the abdominal tergites, the AR and the structure of the last flagellomere, females by the structure of their antennae, the presence of 7 dorsocentral setae and the broad gonocoxapodeme.

Ecology. See remarks for *N. (N.) jannae.*

Distribution. Kivu District, Zaire, and the Ethiopian Highlands.

Nanocladius (Nanocladius) acutus Lehmann, 1981

Nanocladius (Nanocladius) acutus Lehmann, 1981.

Lehmann gives a very short description of the male of this species and separates it from *jannae* and *ortsi* on the characters of the pupa. Nevertheless, the males are also distinguishable from these two species on adult characters and a fuller description is given here based on 3 males collected by Lehmann.

Adult male (N = 3)

Length of wing. 0.8 mm.

Colour. Head dark brown, antennae and palps brown. Thorax mainly dark brown, legs plain brown, Abdomen tergites brown. Hypopygium brown.

Head. AR 0.34, 13 flagellomeres last one with about 20 long, curved terminal setae, some 1.5 times its length, and with a few normal setae on its base (Fig. 34). Setation: Outer verticals 1, inner verticals nil, clypeals 4. Vestigial ocelli not apparent. Palp segments: 14, 26, 50, 82, 109 µm.

Thorax. Lateral antepronotals 2, dorsocentrals 3, prealars 1, scutellars 1 per side.

Wing. Setation: R nil, R_1 nil, R4+5 nil, squama 1 (?).

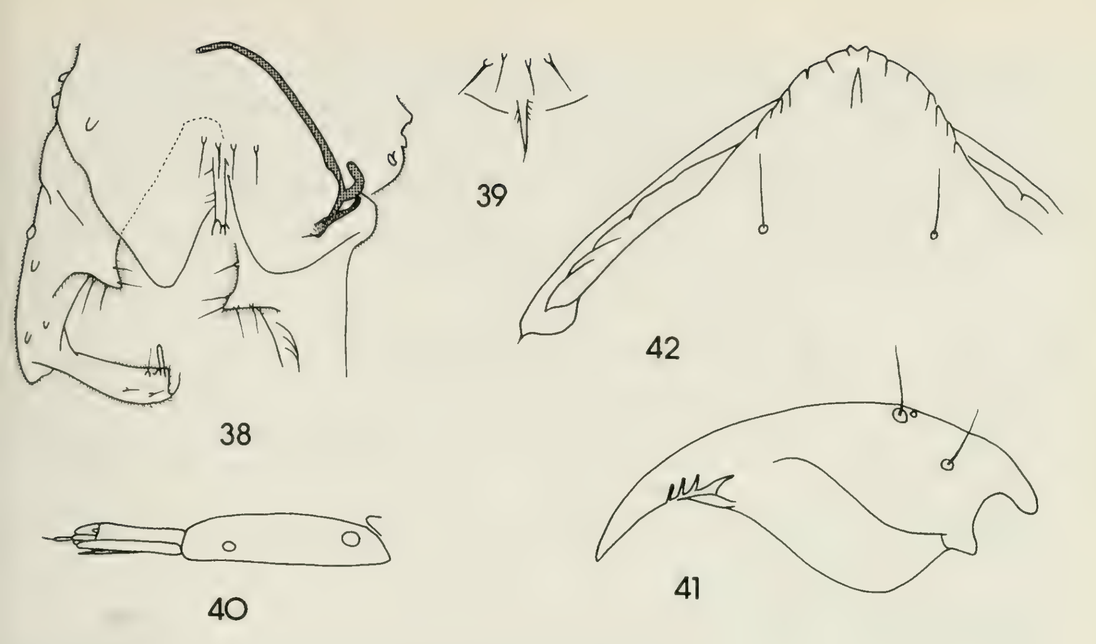
Legs LR for 0.56, mid 0.43, hind 0.54. No sensillae chaeticae.

Abdomen. Setal pattern similar to that of *N. jannae.*

Hypopygium (Fig. 38). Tergite X with 4 setae, lateral tergite X 3 setae, anal point with microtrichia on sides and tip, one specimen was blunt with several microtrichia at or near the tip and another pointed with one at the tip (Fig. 39). The gonocoxal lobes are acute and the gonostylus almost square-ended.

Specimens examined. 3♂♂ from a stream near Kisangani, Zaire, 75/3/14, 75/3/19, 75/4/18, coll. J. Lehmann.

Ecology. Adults were caught in a plastic tent over a fast-flowing stream; larvae which, presumably, could have belonged to this species were found in aquatic moss in fast current, in gravelly stones and



Figs 38-39. *N. acutus.* 38. Hypopygium. 39. Anal point variation.
Figs 40-42. *N.* spec. larva 1. 40. Antenna. 41. Mandible. 42. Mentum.

allochthonous organic material.

Distribution. In the region of Kisangani, Central Zaire.

Nanocladius (Nanocladius) spec. Larva 1

Four larvae were collected from Ethiopian mountain rivers all which appear to be of the same species. It is possible that they belong to one of the two preceding species.

Similar to diagnosis in Cranston et al. (1983).

Length. 2.7-3.1 mm, length of head capsule 259-288 μm.

Colour. Head yellowish, teeth of mandible and mentum light brown. Body yellowish, claws yellow.

Antennae (Fig. 40). With 5 segments, segment 5 very small and narrow, AR 0.62, ring organ on basal 0.25 of segment 1; blade reaches almost to end of segment 3, accessory blade almost as long as blade; Lauterborn organs comparatively large.

Labrum. Similar to that of *N. saetheri*, S setae very small but S I present, chaetulae basales and laterales longer than pointed scales, premaxilla with simple apical tooth.

Mandible (Fig. 41). Apical tooth much longer than combined width of 3 inner teeth, seta subdentalis broad but pointed, no seta interna.

Mentum (Fig. 42). Median tooth broad and partially double, 6 pairs of lateral teeth, the first 2 pairs broad and flat, the rest pointed, ventromedial plate long, caudolateral apex rounded with point.

Maxilla. Similar to that of *N. saetheri.*

Body. Anterior claws pectinate, some smooth ones on base of parapod, posterior claws all smooth; anal tubercles long and pointed (about 288 μm long), longer than post parapods.

Specimens examined. 2 from small tributary of Dima River, Station ET. 10, 2850 m, 83/11/20; 1 from Sekord River, Station ET. 14, 2500 m, 83/12/28; 1 from Dadi River, station ET 1, 2450 m, 83/12/28; coll. A. D. H.

Ecology. See remarks for *N. (N.) jannae.*

Distribution. Ethiopian Highlands.

Acknowledgements

I wish to thank Prof. Dr. E.-J. Fittkau and Dr. F. Reiss of the Zoologische Staatssammlung, Munich, for the loan of the specimens of *N. jannae, ortsi* and *acutus* collected by Dr. J. Lehmann in Zaire.

This study was part of a programme of cooperative research on fisheries and limnology, developed between Addis Abeba University, Ethiopia, and the University of Waterloo, Canada and aided by the Canadian International Development Agency.

I also wish to thank Mrs. Jill Rashleigh for preparing the ink drawings from my drawing tube outlines.

References

Coffman, W. P., P. S. Cranston, D. R. Oliver & O. A. Saether 1986. The pupae of Orthocladiinae (Diptera: Chironomidae) of the Holarctic region - keys and diagnoses. In T. Wiederholm (Ed.): Chironomidae of the Holarctic region. Part 2. Pupae - Ent. Scand. Suppl. **28**: 147-296

Cranston, P. S., D. R. Oliver & O. A. Saether 1983. The larvae of Orthocladiinae (Diptera: Chironomidae) of the Holarctic region - keys and diagnoses. In T. Wiederholm (Ed.): Chironomidae of the Holarctic region. Part I. Larvae - Ent. Scand. Suppl. **19**: 149-291

Dejoux, C. 1983. The fauna associated with aquatic vegetation. In J.-P. Carmouze, J.-R. Durand & C. Léveque (Eds.): Lake Chad, ecology and productivity of a shallow tropical ecosystem, pp 273-292. - Monogr. Biol. **53**, Dr. W. Junk Publishers, The Hague

Fittkau, E.-J. & J. Lehmann 1970. Revision der Gattung *Microcricotopus* Thien. u. Harn. (Dipt., Chironomidae). - Int. Rev. Ges. Hydrobiol. **55**: 391-402

Freeman, P. 1953. Chironomidae from western Cape Province - II. - Proc. r. Entomol. Soc. Lond. (B) **22**: 201-213

– – 1956. A study of the Chironomidae (Diptera) of Africa south of the Sahara, Part 2. - Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Ent. **4**: 287-368

– – 1960. (Personal communication)

– – & P. S. Cranston 1980. Family Chironomidae. In R. W. Crosskey (Ed.): Catalogue of the Diptera of the Afrotropical Region: 175-202. - London: British Museum (Natural History)

Harrison, A. D. & H. B. N. Hynes 1988. Benthic fauna of Ethiopian mountain streams and rivers. - Arch. Hydrobiol. Suppl. **81**: 1-36

Kieffer, J. J. 1913. I. Chironomidae et Cecidomyidae, pp 1-43. In C. A. Alluaud et R. Jeannel (Eds.): Voyage de Ch. Alluaud et R. Jeannel en Afrique orientale. Insectes Diptères **5**. - Paris

Lehmann, J. 1979. Chironomidae (Diptera) aus Fließgewässern Zentralafrikas (Systematik, Ökologie, Verbreitung und Produktionsbiologie), Teil I: Kivu-Gebiet, Ostzaire. - Spixiana, Suppl. **3**: 1-144

– – 1981. Chironomidae (Diptera) aus Fließgewässern Zentralafrikas, Teil II: Die Region um Kisangani, Zentralzaire. - Spixiana Suppl. **5**: 1-85

Saether, O. A. 1977. Taxonomic studies on Chironomidae: *Nanocladius, Pseudochironomus*, and the *Harnischia* complex. - Bull. Fish. Res. Board. Canada **196**: 1-143

Scott, K. M. F. 1958. Hydrobiological studies on the Great Berg River, Western Cape Province, Part 3. The Chironomidae. - Trans. r. Soc. Sth. Afr. **35**: 277-298

SPIXIANA	Supplement 20	115-125	München, 01.03.1994	ISSN 0177-7424	ISBN 3-923871-78-3

Siberian species of the *riihimakiensis*-group in the genus *Chironomus* 2. Inversion polymorphism and cytophylogeny

(Insecta, Diptera, Chironomidae)

By **I. I. Kiknadze, M. T. Siirin & W. Wülker**

Kiknadze, I. I., M. T. Siirin & W. Wülker (1994): Siberian species of the *riihimakiensis*-group in the genus *Chironomus*. 2. Inversion polymorphism and cytophylogeny (Insecta, Diptera, Chironomidae). – Spixiana Suppl. **20:** 115-125

Of the three taxa described in a previous paper (Kiknadze et al. 1992), spec. Al1 is very close to *C. riihimakiensis*, differing only in the amount of centromeric heterochromatin and the banding pattern of chromosome arm F. The banding pattern of spec. Tu1 is 10 inversion steps, that of *C. tuvanicus* 24 inversion steps apart from *C. riihimakiensis*. The most important deviations are present in arms D and F of *C. tuvanicus*. All chromosome arms sometimes show primitive or basic banding patterns, identical with those of other groups of primitive *Chironomus* species (*aberratus*-group, *longistylus-tenuistylus, riparius-piger, plumosus*-group and species with *salinarius*-type larvae). The evolutionary importance of chromosome fusion, change of centromeric heterochromatin and number of nucleoli are evident in the *riihimakiensis*-group.

Prof. Dr. I. I. Kiknadze, M. T. Siirin, Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch Russian Academy Sciences, Prosp. Akademika Lawrentieva 10, 630090 Novosibirsk, Russia

Prof. Dr. W. Wülker, Institut für Biologie I (Zoologie) der Universität, Albertstraße 21a, D-79104 Freiburg im Breisgau, Germany

Introduction

Cytotaxonomical studies of the genus *Chironomus* revealed a number of groups of closely related species or pairs of siblings: *staegeri*-group with 3 species (Wülker et al. 1971), *plumosus*-group with at least 11 species (Ryser et al. 1983, Dévai et al. 1983, Beljanina et al. 1983, Michailova & Fischer 1986, Kiknadze 1987, Kerkis et al. 1988, 1989, Shobanov & Demin 1988, Demin & Shobanov 1990, Kiknadze et al. 1991a, b), *aberratus*-group with 5 species (Wülker 1991a). *Camptochironomus tentans* - *C. pallidivittatus* are siblings (Beermann 1955), as well as *C. riparius (thummi)* - *C. piger* (Keyl & Strenzke 1956, Keyl 1957) and *C. longistylus* - *C. tenuistylus* (Wülker 1991b). These findings are of profound importance for understanding the principles that underlie the micro-evolutionary process. We found another group of closely related *Chironomus* species around *C. riihimakiensis* Wülker 1973 and described in a previous paper (Kiknadze et al. 1992) karyotypes and morphology of larvae, pupae and adults for three taxa (*C.* spec. Al1, *C.* Tu1, *C. tuvanicus*, spec. nov.) from the Altai and Tuva (Siberia). In the present paper, we will give data on the inversion polymorphism in these species and show the cytophylogenetic relationships between each other and to some well-known *Chironomus species* like *C. piger, C. plumosus* and the *aberratus*-group.

We are sure that the *riihimakiensis*-group consists of more species. There are unpublished results on chromosomally defined species from Scandinavia (W. Wülker, *C.* spec. Sk22), the Irkutsk region in Siberia (V. Provis), and Yakutia (I. Kiknadze, *C.* spec. Le1) which are closely related to this group.

Moreover, another species which we call *C.* spec. Tu3 was discovered in Tuva; its karyotype shares many common sequences with those of the *riihimakiensis*-group. However, we refrained from including Tu3 in the *riihimakiensis*-group, because its arms C and D lacked nuleoli and arm G showed a different morphology. Despite, we use the Tu3 banding patterns in the phylogenetic schemes.

Material and methods

Most of the material investigated and the methods applied are the same as in Kiknadze et al. 1992. Additional material: *C.* spec. Sk22 Christiansborgvann Bergen Norway, 4/15-24/1980, 10 larvae, crew of Zoological Museum Bergen and W. Wülker; *C.* spec. Le1, mouth of river Lena, 6/28/1987 and 7/15/1987, 22 larvae, *T.* salova; *C.* spec. Tu3, Kyzyl/Tuva, Jenisei river, old channels, 5/1990, 43 larvae, M. T. Siirin. The methods of chromosome preparation are based on Keyl & Keyl 1959, principal thoughts on the evolution in the genus *Chironomus* can be found in Keyl 1962. References on standardization of banding patterns see Kiknadze et al. 1992.

Results

Inversion polymorphism and cytophylogenetic relations of banding patterns

The comparative study of the chromosomal polymorphism among Siberian species of the *riihimakiensis*-group have shown that all three species were not very polymorphic (Table 1). Rare homo- and heterozygous inversions were identified in *C.* spec. Al1 and *C.* spec. Tu1. Inversion polymorphism was higher in *C. tuvanicus*, but the spectrum of the inversions was not very diverse.

To analyze the cytogenetic relationships between the species of the *riihimakiensis*-group, a comparison of the band sequences was made.

Tab. 1. Chromosomal polymorphisms in the *riihimakiensis*-group.

Species collection sites and dates	Arm band sequences and frequencies (in brackets) A	B	C	D	E	F	Inversion heterozygotes frequencies	Average number of heterozygous inversions per larva	Chromosomes frequencies	Number of larva
C. sp. *Al1*										
Chikhachev ridge, small water body										
July, 1988	A11(1.0)	B11(1.0)	C11(1.0)	D11(1.0)	E11(1.0)	F11(1.0)	0	0	0	20
July, 1990	A11(1.0)	B11(1.0)	C11(1.0)	D11(1.0)	E11(1.0)	F11(1.0)	0	0	0	55
Yenisei, Kyzyl										
May, 1990	A22(1.0)	B22(0.5) B12(0.5)	C11(1.0)	D11(1.0)	E11(1.0)	F11(0.4) F12(0.6)	0.6	1.1	0.2	10
C. sp. *Tu1*										
Kyzyl, pond										
Sept, 1988	A22(1.0)	B22(1.0)	C11(1.0)	D11(1.0)	E11(1.0)	F11(1.0)	0	0	0	11
May, 1990	A22(1.0)	B22(1.0)	C11(1.0)	D11(0.97) D12(0.03)	E11(1.0)	F11(1.0)	0.03	0.03	0.07	32
C. tuvanicus										
Yenisei, Kyzyl										
May, 1990	A11(1.0)	B11(0.92) B12(0.08)	C11(0.44) C22(0.09) C12(0.47)	D11(1.0)	E11(1.0)	F11(0.63) F22(0.01) F12(0.36)	0.65	0.88	0	100

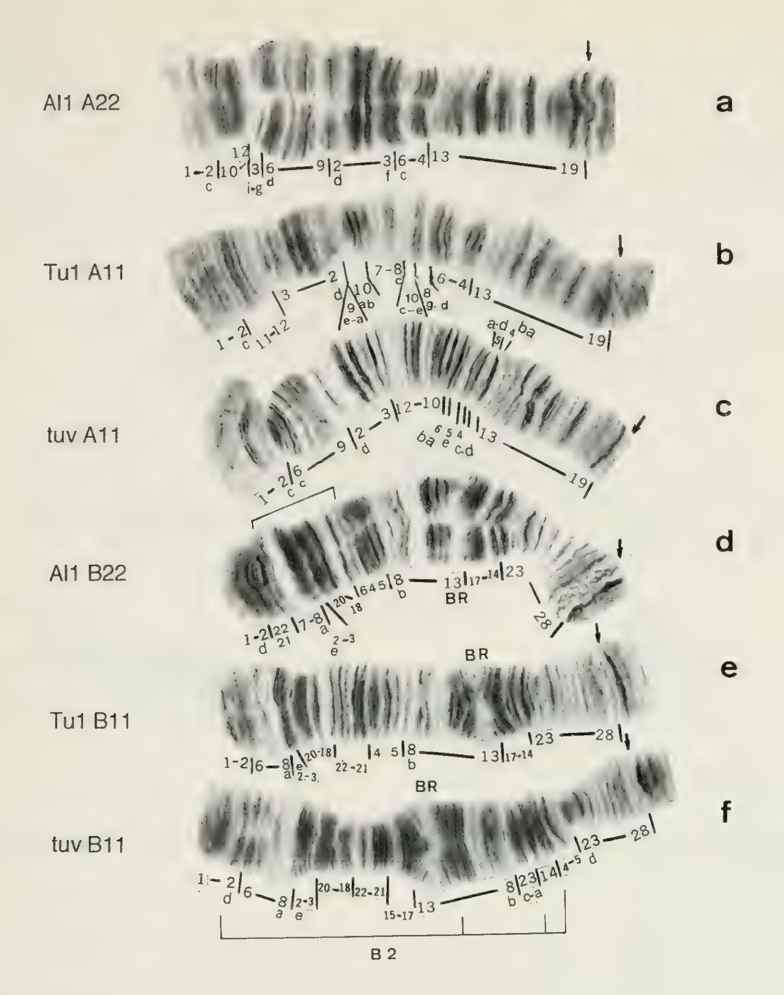


Fig. 1. a-c: Banding pattern of arms A. a. *C.* spec. Al1 - Al1A22. b. *C.* spec. Tu1-Tu1A11. c. *C. tuvanicus-tuv*A11. d-e: Banding pattern of arms B. d. *C.* spec. Al1-Al1B22. e. *C.* spec. Tu1-Tu1B11. f. *C. tuvanicus-tuv*B11. The break points of inversions are indicated by brackets. Arrows indicate centromeric bands. BR = Balbiani rings.

C. spec. Al1

Arm A occours in two sequences (Fig. 1a): Al1A1 as in *riihimakiensis, holomelas* and many other species (basic pattern, Wülker 1980). Al1A2 is different by one simple inversion:

Al1A1	1-2c	10-12	3-2d	9	-	4	13-19
Al1A2	1-2c	10-12	3i-g	6d-9	2d-3f	6c-4	13-19

Al1A11 was dominating in the Altai population, Al1A22 in the Tuvinian population. No larvae heterozygous for inversions have been found in both populations (Table 1).

Arm B occurs in two sequences, which differ in one simple inversion (Figs 1d, 5d, Table 1). Both patterns are also present in *C. riihimakiensis*:

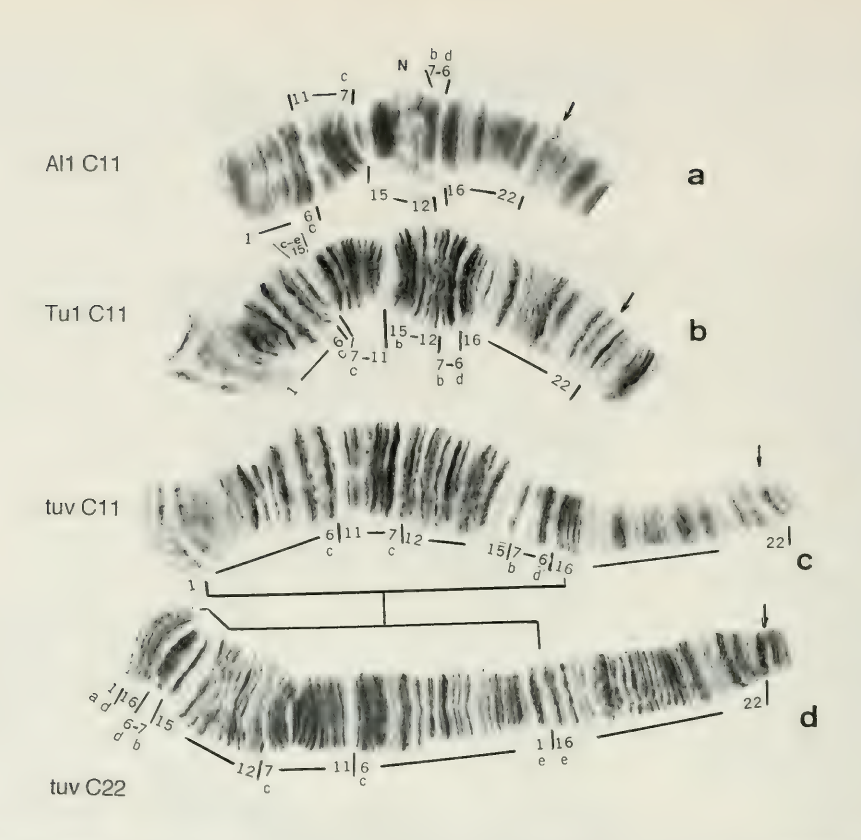


Fig. 2. Banding patterns of arms C. a. *C.* spec. Al1-Al1C11. b. *C.* spec. Tu1-Tu1C11. c-d. *C. tuvanicus* (c - *tuv*C11, d - *tuv*C22). Designations as in Fig. 1, N = nucleolus.

Al1B1	1-2d	22-21	18-20	3-2e	8a-6	4-5	8b-13	17-14	23-28	
Al1B2	1-2d	22-21	7-8a	2e-3	20-18	6f-a	4-5	8b-13	17-14	23-28

Arms C, D and E are monomorphic (Figs 2a, 3a, 4a, Table 1). Band sequences are as in *riihimakiensis* and *aberratus*. Arms C and D have one large nucleolus each (Figs 2a, 3a, 4a).

Arm F occurs in two sequences (Fig. 4d, Table 1). Al1F1 is 3, Al1F2 4 inversion steps from *riihimakiensis* 2, a pattern which was not known at the time of the species description by Wülker 1973, but was detected by him later (unpublished) in material from northern Sweden (Veittijärvi near Luleå, pool near Arnemark, pool in swamp near Abisko Tourist station). *riih* 2 is a very common pattern in the genus *Chironomus*, present in at least 12 species all over the holarctis (Wülker 1991a):

*riih*F2 = *aberr*F1	1	- 10		17 - 11			18 - 23
inter	1	8b - 2	8c-10	17 - 11			18 - 23
Al1F1	1	9b - 8c	2 - 8b	12 - 17	10 - 9c	11i-a	18-23
Al1F2	1	9b	8b-2 8c - 9a	12 - 17	10 - 9c	11i-a	18-23

Arm G carries one well developed nucleolus near the centromere region. Two large puffs (possibly Balbiani rings) are developed in this arm. The banding pattern is ill-defined which hinders mapping (Fig. 5a).

General morphology mostly as in *C. riihimakaiensis*. G-homologs do not pair as a rule. 20 % of the larvae had B-chromosomes.

C. spec. *Tu1*

Arm A is monomorphic. The derivation from *riihimakiensis* is possible on the way of Sk22 (see Introduction) and two hypothetical forms. Note the complex arrangement in region 7 - 10 which is characteristic for this species (Fig. 1b):

*riih*A1 1-2c 10 - 12 3 - 2d 9 - 4 13-19

Sk22A1 1-2c 9a-e 2d-3 12-10a 8-4 13-19

hyp 1-2c 11-12 3-2d 9e-a 10a-e 8-4 13-19

hyp 1-2c 11-12 3-2d 9e-a 10ab 7-8 10e-c 6-4 13-19

Tu1A1 1-2c 11-12 3-2d 9e-a 10ab 7-8c 10c-e 8g-d 6-4 13-19

Arm B is monomorphic. The TuB1 sequence differs from Al1B1 and *riih*B1 by complex changes in the distal part of the arm which seem to involve 2 inversion steps:

Al1B1 = *riih*B1 1-2d 22-21 18-20 3-2e 8a-6 4-5 8b-13 17-14 23-28

hyp 1-2d 21-22 18-20 3-2e 8a-6 4-5 8b-13 17-14 23-28

Tu1B1 1-2d 6-8a 2e-3 20-18 22-21 4-5 8b-13 17-14 23-28

Arm C is monomorphic and can be derived from *riihimakiensis* and Al1 through one simple inversion (Fig. 2b):

*riih*C1, Al1C1 1-6c 11- 7c 15 - 12 7b-6d 16-22

Tu1C1 1-6c 15c-e 7c -11 15b- 12 7b-6d 16-22

Arm D occurs in two sequences, but only 1 larva was a heterozygote (Tu1D12), Tu1D1 is as *riih*D1 and Al1D1; Tu1D2 carries one simple short inversion (Figs 3b, 5e, Table 1):

Tu1D1 1-3 11- 18f 7d-4 10-7e 18g-22

Tu1D2 1-3 17- 11 18a-f 7d-4 10-7e 18g-22

One large nuceolus is developed in arm D as a good marker.
Arm E is noted for a specific sequence following a large inversion (Fig. 4b):

*riih*E1, Al1E1 1 - 3e 5-10b 4-3f 10c-13

Tu1E1 1 3f-4 10b-5 3e-2 10c-13

Arm F as in *C. piger* (basic pattern Wülker 1980), shared by *C. alluaudi, longistylus*, spec. Apple Valley, *hyperboreus* and *islandicus*, Wülker 1991) and therefore differs from *riih*F2 by inversion 17-11.
Arm G carries one nuceolus and two BRs, one more BR is possibly developed at the very end of the distal part of the arm (Fig. 5b). G-homologs are paired as a rule, but they do not conjugate tightly. 7 % of the larvae had B-chromosomes.

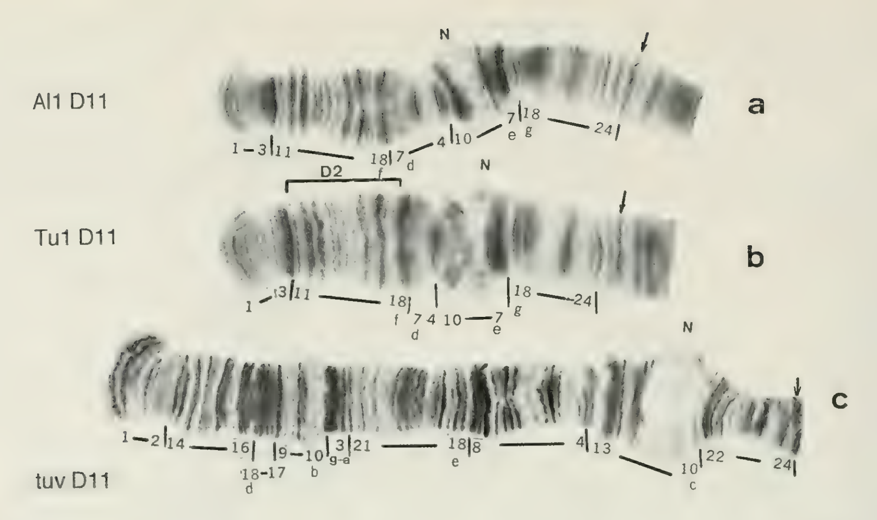


Fig. 3. Banding patterns of arms D. a. *C.* spec. Al1. b. *C.* spec. Tu1. c. *C. tuvanicus*. Designations as in Figs 1 and 2.

C. tuvanicus

Arm A is monomorphic (Table 1). The *tuv*A1, species specifically, results from two non-overlapping inversions from the *holomelas* sequence (Fig. 1c):

*hol, riih*A1, Al1A1	1-2c	10	-	12	3-2d	9	-	4		13-19
*tuv*A1	1-2c	6c-9	2d-3	12-10	6ba	5e	4cd	5a-d	4ba	13-19

Arm B occurs in two sequences that differ in one large included inversion (Fig. 1f)), *tuv*B1 can be connected to Tu1B1 by two inversions, *tuv*B2 presupposes two more:

Tu1B1 1-2d 6-8a 2e-3 20-18 22-21 4-5 8b-13 17-14 23-28

hyp 1-2d 6-8a 2e-3 20-18 22-21 15-17 13-8b 5-4 14 23-28

*tuv*B1 1-2d 6-8a 2e-3 20-18 22-21 15-17 13-8b 23c-a 14 4-5 23d-28

*tuv*B2 1 14 10e-8b 23c-a 10f-13 17-15 21-22 18-20 3-2e 8a-6 2d-a 4-5 23d-28

8 % heterozygotes B12 have been found.

Arm C1 can be connected to arms C of *riihimakiensis* and spec. Al1 by a short inversion. The arm occurs in two sequences (Fig. 2c, Table 1) that differ in one simple inversion:

*riih*C1, Al1C1 1-6c 11-7c 15-12 7b-6d 16-22

*tuv*C1 1-6c 11-7c 12-15 7b-6d 16-22

*tuv*C2 1a-d 16d-a 6d-7b 15-12 7c-11 6c-1e 16e-22

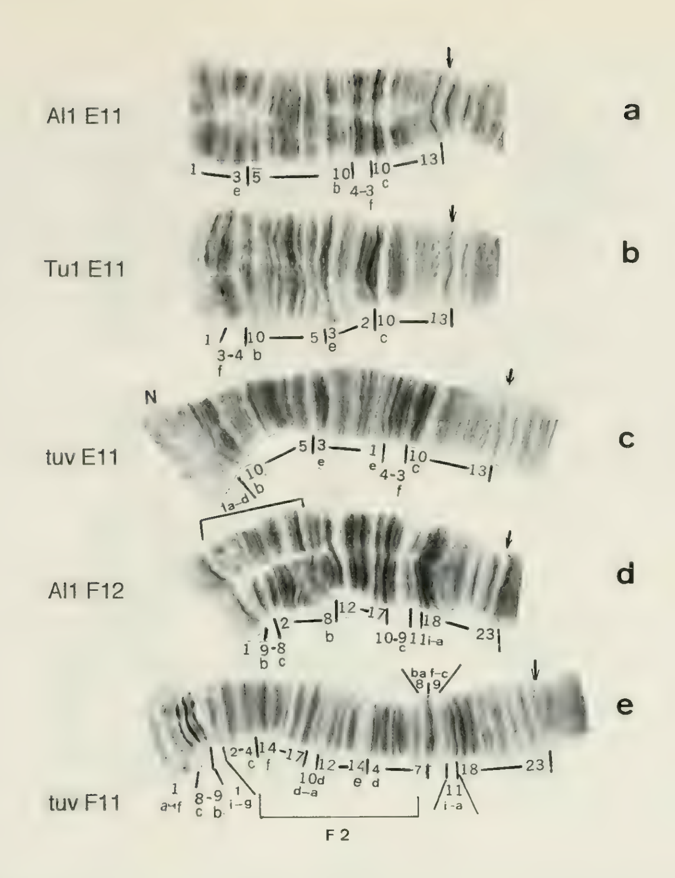


Fig. 4. a-c: Banding patterns of arms E. a. *C.* spec. Al1-Al1D11. b. *C.* spec. Tu1-TuD11. c. *C. tuvanicus-tuv*D11. d-e: Banding patterns of arms F. d. C. spec. Al1-Al1F12. e. *C. tuvanicus-tuv*F11. Designations as in Fig. 1.

47 % heterozygotes *tuv*C12 and 9 % homozygotes *tuv*C22 have been found. Arm D is monomorphic (Table 1). The *tuv*D1 sequence is species specific (Fig. 3c) and can be reached from the D of *riih* over the D of *piger* by 9 inversion steps:

riihimakiensis	1 - 3 11 - 18f 7d - 4 10 - 7e 18g-24
hyp	1 - 7d 18f - 7e 18g-24
piger	1 - -24
hyp	1-2 21 - 3 22-24
hyp	1-2 14 - 21 3 - 13 22-24
hyp	1-2 14 - 21 3a-g 10b - 4 10c - 13 22-24
*tuv*D1	1-2 14-16 18d-17 9-10b 3g-a 21-18e 8-4 13 - 10c 22-24

The large nucleolus is a good marker for arm D.

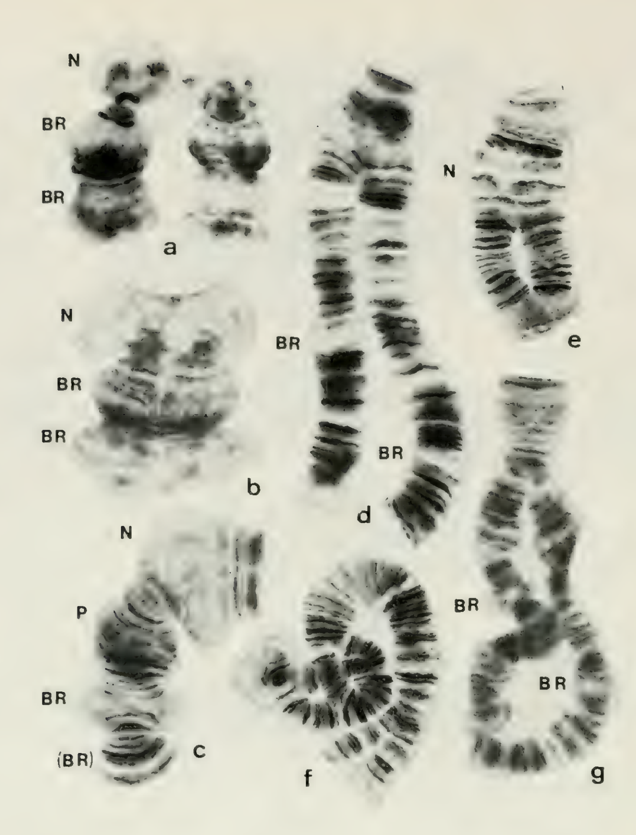


Fig. 5. Morphology of arm G and inversion heterozygotes in the *riihimakiensis*-group. a. Al1G11. b. Tu1G11. c. *tuv*G11. d. Al1B12. e. Tu1D12. f. *tuv*F12. g. *tuv*B12. N = nucleolus, BR = Balbiani ring, P = puff.

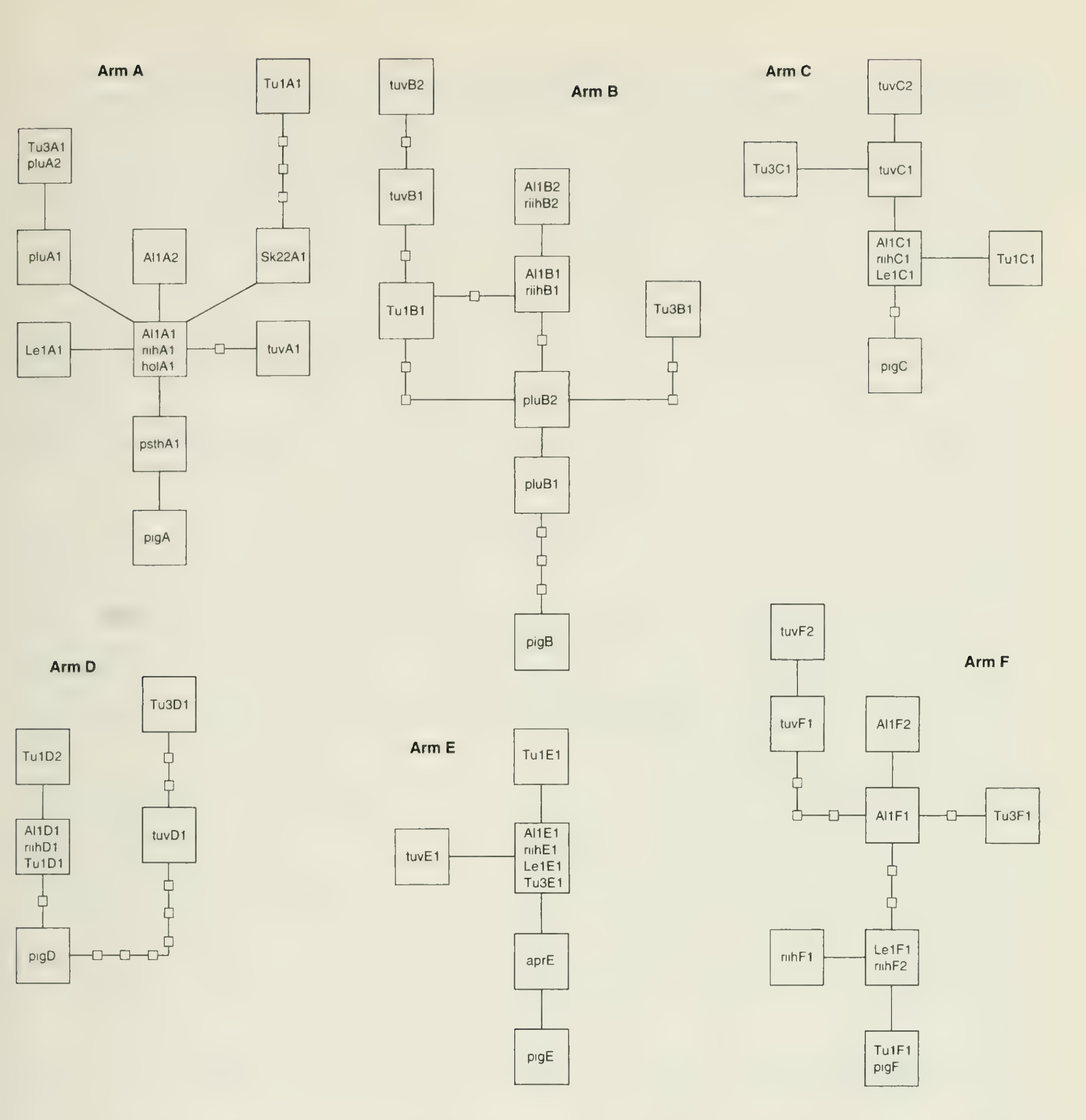
Arm E is fused to arm G. The *tuv*E1 band sequence is one large fixed inversion from *riih*E1 and Al1E1 and is species specific (Fig. 4c):

*riih*E1, Al1E1	1-3e	5-10b		4-3f	10c-13
*tuv*E1	1a-d	10b-5	3e-1e	4-3f	10c-13

Arm F occurs in two sequences (Figs 4e, 5f, table 1), *tuv*F1 can be derived from Al1F1 by 4, from *riih*F2 by 7 inversions:

Al1F1	1	9b-8c	2-8b	12-17	10-9c	11i-a	18-23					
hyp	1a-f	8c-9b	1i-g	2-7	10a-d	17-22	8ba	9f-c	11i-a	18-23		
hyp	1a-f	8c-9b	1i-g	2-4c	14f-17	10	7-4d	14e-12	8ba	9f-c	11i-a	18-23
*tuv*F1	1a-f	8c-9b	1i-g	2-4c	14f-17	10d-a	12-14e	4d-7	8ba	9f-c	11i-a	18-23
*tuv*F2	1a-f	8c-9b	1i-g	2-4c	14f-g	6-4d	14e-12	10a-d	17-15	7	8ba	9f-c	11	18-23

36 % heterozygotes *tuv*F12 and 1 % homozygotes *tuv*F22 have been found.



Figs 6. Cytophylogeny of the *riihimakiensis*-group. a. arm A; b. arm B; c. arm C; d. arm D; e. arm E; f. arm F. Additional abbreviations: apr = *aprilinus*, hol = *holomelas*, pig = *piger*, plum = *plumosus*, psth = *pseudothummi*.

Arm G is fused to arm E and carries one large nucleolus near the fusion sites, one large puff and one well-developed BR (Fig. 5c). The special lobe was identified in the *C. tuvanicus* salivary gland. An additional BR is developed in the special lobe cells. General morphology of arm G is similar to that in *C.* spec. Al1 and *C.* spec. Tu1, although its homologs are conjugated tightly. B-chromosomes were not found in *C. tuvanicus*.

Discussion

Comparison of the banding patterns of polytene chromosomes in the three species and with *C. riihimakiensis* revealed a high level of similarity in their karyotypes. The presence of a nucleolar organizer in homologue parts of arm D (also in arm C of *C. riihimakiensis* and *C.* spec. Al1), in addition to a typical one in arm G is an important feature of their karyotypes. Arm G is noted for characteristic morphology: In all

species arm G has a large nucleolus at the centromeric end, a massive group of many heavy bands in the centre, and two or three large puffs (BRs). It is difficult to map the arms G in these species because of their ill-defined banding pattern, expecially in the distal part, which is greatly decondensed in most of the larvae.

The general morphology of arms G in the *riihimakiensis*-group is similar to those in the *aberratus*-group and in *C. anthracinus*. By this morphology all these species differ clearly from other *Chironomus* species. Moreover, it is necessary to note that some of the sequences in the *riihimakiensis*-group are basic pattern in the sense of Wülker (1980), not only in arms A, E and F, but also in arms C and D. From these basic pattern, we elaborated the cytophylogenetic position of the species via sequential inversion steps, and also showed the connections to well-know karyotypes like those of *C. piger, C. plumosus* or *C. aberratus* (Fig. 6).

The data gathered provide evidence that *C. riihimakiensis* and C. spec. A11 are the most closely related species. What makes the difference is the size of centromeric heterochromatin and one fixed inversion (explainable by 3 inversion steps) in arm F (Fig. 6). As was shown by Keyl (1965), the change in the amount of centromeric heterochromatin is an important factor for the speciation in the genus *Chironomus*. So, the karyotypes of the siblings *C. riparius (thummi) - C. piger, C. plumosus - C. borokiensis, C. agilis* 1 - *C. agilis* 2, *C. longistylus - C. tenuistylus* differ mainly in the DNA content in centromeric heterochromatin (Keyl 1957, 1965, Kerkis et al. 1989, Kiknadze et al. 1991b, Wülker 1991b). The pair *C. riihimakiensis* - C. spec. A1 is another example for this kind of speciation.

C. spec. Tu1 and C. spec. Sk22 show very similar banding patterns. They are probably different populations of one and the same species. There are 10 steps of inversion rearrangements between *C. riihimakiensis* and spec. Tu1 and 24 between *C. riihimakiensis* and *C. tuvanicus* (Fig. 6). So, *C. tuvanicus* may be regarded as the most divergent species of the group. However, the spectrum of common band sequences favors it being considered as a member of the *riihimakiensis*-group. Also in other groups of closely related species and even the groups of sibling species, there are members separated by many inversion steps. For instance, 18 inversion steps were counted in the *plumosus*-group between *C. plumosus* and *C. agilis*, 14 between *C. plumosus* and *C. muratensis* etc. However, as to the spectrum of common band sequences, larval morphology and the level of genetic differentiation, they may legally pertain to the *plumosus*-group (Kiknadze 1987, Kerkis et al. 1989, Filippova et al. 1989).

Beside the fact that the differences between the karyotypes in the *riihimakiensis*-group are due to fixed simple or included paracentric inversions, *C. tuvanicus* is noted for a telomeric fusion of arms G and E. Also the number of nucleoli is different: 3 in *C. riihimakiensis* and spec. A11, 2 in C. spec. Tu1 and *C. tuvanicus*. In arms C, D and E, the respective banding patterns of the *riihimakiensis*-group have many plesiomorphies in common with other primitive *Chironomus* species (*aberratus*-group, *longistylus-tenuistylus, riparius-piger, plumosus*-group and species with *salinarius*-type larvae).

Acknowledgements

We acknowledge our gratitude to Drs. S. Bogatchev, A. Katokhin, Yu. Sobanov and T. Salova for help in taking up collections in the mountains of Altai and in Yakutian rivers, to V. Filonenko for translating the manuscript from Russian into English.

References

Beermann, W. 1955. Cytologische Analyse eine *Camptochironomus*-Artbastardes. I. Kreuzungsergebnisse und die Evolution des Karyotypus. - Chromosoma **7**: 198-259

Beljanina, S. I., F. L. Maximova, N. M. Buchteeva, N. B. Ilynskaya, N. M. Petrova & L. A. Chubareva 1983. Karyotype of *Chironomus plumosus* L. (in Russ.) In: Sokolova, N. Yu. (ed.) *Chironomus plumosus* L. (Diptera, Chironomidae). Systematics, morphology, ecology, production. Moscow. Nauka Publishers, pp. 61-95.

Demin, S. Yu. & N. A. Shobanov 1990. Karyotype of *Chironomus entis* Shob. from *plumosus*-group (Diptera, Chironomidae) on European regions of the USSR (in Russ.). - Tsitologia **32**: 1046-1055.

Dévai, Gy., W. Wülker & A. Scholl 1983. Revision der *Chironomus* Meig. (Diptera). IX. *C. balatonicus* sp. n. aus dem Flachsee Balaton (Ungarn). - Acta zool. Acad. Sci. Hung. **29**: 357-374

Filippova, M. A., L. I. Gunderina & I. I. Kiknadze 1989. A population-genetic study of the species of the *Chironomus* genus. - Acta biol. Debrecina. Oecol. Hung. **2**: 195-206

Kerkis, I. E., M. A. Filippova, M. A. Shobanov, L. I. Gunderina & I. I. Kiknadze 1988. Karyological and genetic-biochemical characterization of *Chironomus borokiensis* sp. n. from *plumosus*-group (in Russ.). - Tsitologia **30**: 1364-1372

Kerkis, I. E., I. I. Kiknadze, M. A. Filippova & L. I. Gunderina 1989. Cytogenetic differentiation of *Chironomus* species of *plumosus*-group (in Russ.). - Acta biol. Debrecen Oecol. Hung. **2**: 103-114

Keyl, H. G. 1957. Untersuchungen am Karyotyp von *Chironomus thummi*. I. Karte der Speicheldrüsen-Chromosomen von *C. thummi* und *C. th. piger*. - Chromosoma **8**: 739-756

– – 1962. Chromosomenevolution bei *Chironomus*, II. Chromosomenumbauten und phylogenetische Beziehungen der Arten. - Chromosoma **13**: 464-514

– – 1965. Duplikation von Untereinheiten der chromosomalen DNS während der Evolution von *Chironomus thummi*. - Chromosoma **17**: 139-180

– – & I. Keyl 1959. Die cytologische Diagnostik der Chironomidae. I. Bestimmungstabelle für die Gattung *Chironomus* auf Grund der Speicheldrüsen-Chromosomen. - Arch. Hydrobiol. **56**: 43-57

– – & K. Strenzke 1956. Taxonomie and Cytologie von zwei Subspezies der Art *Chironomus thummi*. - Z. Naturforsch. **11b**: 727-735

Kiknadze, I. I. 1987. Chromosomal polymorphism in natural populations of *plumosus* species-group in West Siberia. - Ent. Scand. **29**: 113-121

– – , M. T. Siirin & W. Wülker 1992. Siberian species of the *riihimakiensis*-group in the genus *Chironomus* (Diptera, Chironomidae). 1. Karyotypes and morphology. - Netherl. J. Aquat. Ecol. **26**: 163-171

– – , A. I. Shilova, I. E. Kerkis, N. A. Shobanov, N. I. Zelentsov, L. P. Grebenuk, A. G. Istomina & W. A. Prasolov 1991a. Karyotypes and larval morphology in the tribe Chironomini. Atlas. (in Russ.) Novosibirsk. Nauka Publishers, 113 pp.

– – , M. T. Siirin, M. A. Filippova, L. I. Gunderina & S. M. Kalachikov 1991b. Centromeric heterochromatin increasing is on of the important ways of *Chironomus* evolution (in Russ.). - Tsitologia **33**, 12: 90-98

Michailova, P. & J. Fischer 1986. *Chironomus vancouveri* sp. n. from Canada. - Reichenbachia **23**: 99-106

Ryser, H. M., A. Scholl & W. Wülker 1983. Revision der Gattung *Chironomus* Meig (Diptera). VII. *C. muratensis* n. sp. und *C. nudiventris* n. sp., Geschwisterarten aus der *plumosus*-Gruppe. - Revue suisse Zool. **90**: 299-316

Shobanov, N. A. & S. Yu. Demin 1988. *Chironomus agilis* - new species in *plumosus*-group (Diptera, Chironomidae) (in Russ.). - Zool. Journ. **67**: 1489-1497

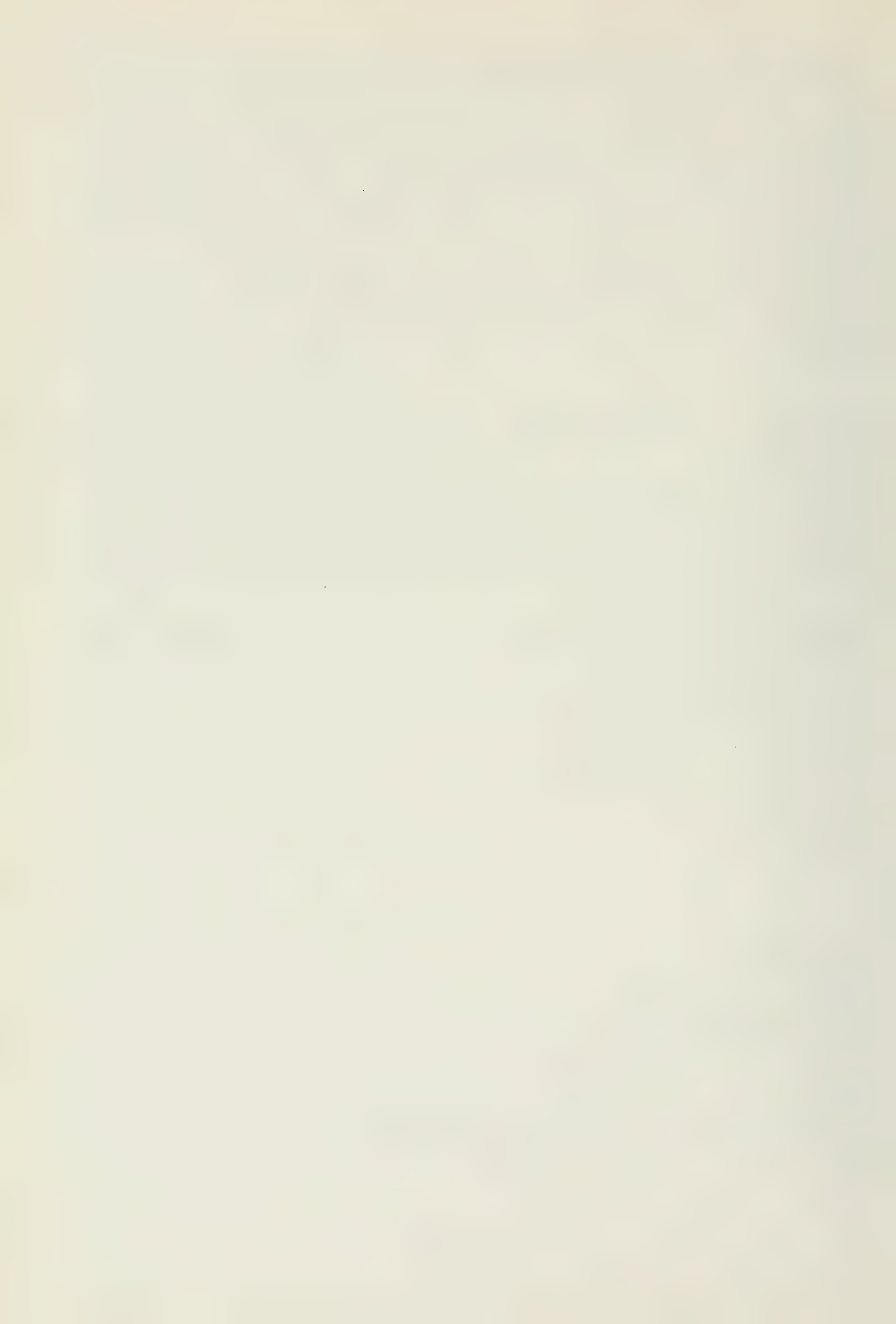
Wülker, W. 1973. Revision der Gattung *Chironomus* Meig. III. Europäische Arten des *thummi*-Komplexes. - Arch. Hydrobiol. **72**: 356-374

– – 1980. Basic pattern in the chromosome evolution of the genus *Chironomus* (Diptera). - Z. Zool Syst. u. Evolutionsforsch. **18**: 112-123

– – 1991a. *Chironomus fraternus* n. sp. and *C. beljaninae* n. sp., sympatric sister species of the *aberratus*-group in Fennoscandian reservoirs. - Entom. fenn **2**: 97-109

– – 1991b. Chromosomal and morphological differences between *Chironomus tenuistylus* Brundin 1949 and *C. longistylus* Goetghebuer 1921 in Fennoscandia and the USA. - Ent. scand. **22**: 231-240

– – , J. E. Sublette, M. F. Sublette & J. Martin 1971. A review of the genus *Chironomus* (Chironomidae, Diptera). I. The *staegeri*-group. - Stud. nat. Sci. (Portales) **1**, 1: 1-89



SPIXIANA

ZEITSCHRIFT FÜR ZOOLOGIE

(SPIXIANA – JOURNAL OF ZOOLOGY)

herausgegeben von der

ZOOLOGISCHEN STAATSSAMMLUNG MÜNCHEN

ISSN 0341-8391

	Ladenpreis (published price)
Jahresabonnement (annual subscription) 1 Bd. = 3 Hefte (1 Vol. = 3 issues)	DM 120,00
Mitglieder der (members of the) „Freunde der Zoologischen Staatssammlung München	DM 50,00
Einzelheft (single issue)	DM 50,00
Porto pro Bd. (postage per Vol.) national	DM 4,50
international	DM 9,00

SPIXIANA

SUPPLEMENT

ISSN 0177-7424

		Ladenpreis (published price)
1. Peters, G.:	Vergleichende Untersuchung zur Lautgebung einiger Feliden (Mammalia, Felidae). – 1978, 206 pp. + 80 pp. Anhang, 324 Abb. + 20 Tab.	DM 45,00
2. Ellenberg, H.:	Zur Populationsökologie des Rehes (*Capreolus capreolus* L., Cervidae) in Mitteleuropa. – 1978, 211 pp.	DM 35,00
3. Lehmann, J.:	Chironomidae (Diptera) aus Fließgewässern Zentralafrikas. Teil I: Kivu-Gebiet, Ostzaire. – 1978, 144 pp.	DM 36,00

4. a) Horstmann, K.: Revision der europäischen Tersilochinae II (Hymenoptera, Ichneumonidae). – 1980, 76 pp.
   b) v. Rossem, G.: A revision of some Western Palaearctic Oxytorine genera (Hymenoptera, Ichneumonidae). – 1980, 59 pp. .... DM 43,50

5. Lehmann, J.: Chironomidae (Diptera) aus Fließgewässern Zentralafrikas. Teil II: Die Region um Kisangani, Zentralzaire. – 1981, 85 pp. .... DM 29,80

6. v. Tschirnhaus, M.: Die Halm- und Minierfliegen im Grenzbereich Land-Meer der Nordsee (Diptera: Chloropidae et Agromycidae). – 1981, 405 pp. + 11 Taf.-Anhang .... DM 50,00

7. First International Alticinae Symposium, Munich, 11.-15. August 1980. 7 Beitr. – 1982, 72 pp. .... DM 28,00

8. Kuhn, O.: Goethes Naturforschung. – 1982, 48 pp. .... DM 9,00

9. Fittkau, E. J. & L. Tiefenbacher (eds.): Festschrift zu Ehren von Dr. J. B. Ritter von Spix. 30 Beitr. – 1983, 441 pp. .... DM 96,00

10. Engelhardt, E. & E. J. Fittkau (eds.): Tropische Regenwälder - eine globale Herausforderung. 14 Beitr. – 1984, 160 pp. .... DM 20,00

11. Fittkau, E. J. (ed.): Beiträge zur Systematik der Chironomidae (Diptera). 16 Beiträge. – 1984, 215 pp. .... DM 46,00

12. Schleich, H. H.: Herpetofauna Caboverdiana. – 1987, 75 pp. .... DM 35,00

13. Soponis, A. R.: A Revision of the Holarctic Species of *Orthocladius* (*Euorthocladius*) (Diptera: Chironomidae). – 1990, 68 pp. .... DM 35,00

14. Fittkau, E. J. (ed.): Festschrift zu Ehren von Lars Brundin. 28 Beiträge. – 1988, 259 pp. .... DM 80,00

15. Gatter, W. & U. Schmidt: Wanderungen der Schwebfliegen (Diptera, Syrphidae) am Randecker Maar. – 1990, 100 pp. .... DM 40,00

16. Hausmann, A.: Zur Dynamik von Nachtfalter-Artenspektren. Turnover und Dispersionsverhalten als Elemente von Verbreitungsstrategien. – 1990, 222 pp. .... DM 60,00

17. Mitarbeiter der Zoologischen Staatssammlung (eds.): Chronik der Zoologischen Staatssammlung München. – 1992, 248 pp. .... DM 80,00

18. Baehr, M.: Revision of the Pseudomorphinae of the Australian Region. 1. The previous genera *Sphallomorpha* Westwood and *Silphomopha* Westwood. Taxonomy, phylogeny, zoogeography (Insecta, Coleoptera, Carabidae). – 1992, 440 pp. .... DM 148,00

19. Baehr, M. & B. Baehr: The Hersiliidae of the Oriental Region including New Guinea. Taxonomy, phylogeny, zoogeography (Arachnida, Araneae). – 1993, 96 pp. .... DM 60,00

20. Baehr, M. (ed.): Contributions to the systematics of the Chironomidae (Insecta, Diptera). 4 Beiträge – 1994, 125 pp. .... DM 80,00

SPIXIANA	Supplement 20	1-125	München, 01.03.1994	ISSN 0177-7424	ISBN 3-923871-78-3

INHALT - CONTENTS

Contributions to the systematics of the Chironomidae
(Insecta, Diptera)

Edited by Martin BAEHR





SPIXIANA

Zeitschrift für Zoologie

Konvergente Farbmusterentwicklungen bei Tagfaltern

Freilanduntersuchungen in Asien, Afrika und Lateinamerika

Walter Winhard



SPIXIANA • Supplement 21 • München, 01. November 1996 • ISSN 0177-7424 • ISBN 3-931516-11-3

SPIXIANA

ZEITSCHRIFT FÜR ZOOLOGIE

herausgegeben von der

ZOOLOGISCHEN STAATSSAMMLUNG MÜNCHEN

SPIXIANA bringt Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Zoologischen Systematik mit Schwerpunkten in Morphologie, Phylogenie, Tiergeographie und Ökologie. Manuskripte werden in Deutsch, Englisch oder Französisch angenommen. Pro Jahr erscheint ein Band zu drei Heften.
Umfangreiche Beiträge können in Supplementbänden herausgegeben werden.

SPIXIANA publishes original papers on Zoological Systematics, with emphasis on Morphology, Phylogeny, Zoogeography and Ecology. Manuscripts will be accepted in German, English or French. A volume of three issues will be published annually. Extensive contributions may be edited in supplement volumes.

Manuskripte, Korrekturen und Besprechungsexemplare sind zu senden an die

Manuscripts, galley proofs, commentaries and review copies of books should be addressed to

Redaktion SPIXIANA
ZOOLOGISCHE STAATSSAMMLUNG MÜNCHEN
Münchhausenstraße 21, D-81247 München
Tel. (089) 8107-0 – Fax (089) 8107-300

SPIXIANA – Journal of Zoology
published by
The State Zoological Collections München

Die Deutsche Bibliothek - CIP-Einheitsaufnahme

[Spixiana / Supplement]
Spixiana : Zeitschrift für Zoologie / hrsg. von der Zoologischen Staatssammlung, München.
Supplement. - München : Pfeil
Früher Schriftenreihe
ISSN 0177-7424

21. Winhard, W.: Konvergente Farbmusterentwicklungen bei Tagfaltern. - 1996

Winhard, Walter:
Konvergente Farbmusterentwicklungen bei Tagfaltern : Freilanduntersuchungen in Asien, Afrika und Südamerika / von Walter Winhard. - München : Pfeil, 1996
Zugl.: München, Univ., Diss., 1996
(Spixiana : Supplement ; 21)
ISBN 3-931516-11-3

ISSN 0177-7424 – ISBN 3-931516-11-3

Printed in Germany

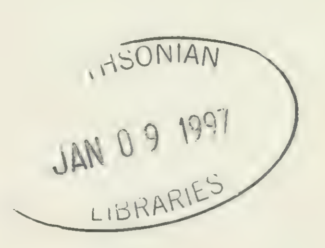
Verlag Dr. Friedrich Pfeil, P.O. Box 65 00 86, D-81214 München, Germany
Tel. (089) 74 28 270 – Fax (089) 72 42 772 – E-Mail: 100417.1722@compuserve.com

Konvergente Farbmusterentwicklungen bei Tagfaltern

Freilanduntersuchungen in Asien, Afrika und Südamerika

Walter Winhard

Dissertation der Fakultät für Biologie
der Ludwig-Maximilians-Universität München



Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München



SPIXIANA	Supplement 21	1-192	München, 01.11.1996	ISSN 0177-7424	ISBN 3-931516-11-3

Konvergente Farbmusterentwicklungen bei Tagfaltern

Freilanduntersuchungen in Asien, Afrika und Südamerika

Von **Walter Winhard**

Winhard, W. (1996): Konvergente Farbmusterentwicklungen bei Tagfaltern. Freilanduntersuchungen in Asien, Afrika und Südamerika. – Spixiana Suppl. **21:** 1-192

Some major aspects of the phenomenon of mimicry remain puzzling. The evaluation of collected specimens clearly shows the well-known forms of mimicry, i.e. Batesian and Müllerian mimicry, but extensive observations in nature give a more complicated picture, which is not so easily explained by the 'classical' forms of mimicry. In many cases, the obvious similarities of butterflies in their natural habitats do not fit the theories of Batesian or Müllerian mimicry either. The frequency of 'models' and 'mimics' may also not be in accordance with the expectations drawn from theory.

During extensive field work in South-East Asia, Africa and South America, an additional and more generalizing theory has been developed to explain patterns of similarity among syntopic and synchronously occuring tropical butterflies. In general, a considerable number of species converge in their overall appearance in flight, but if attacked by birds, the different species try to escape with different patterns of evasive behaviour, flight speed and directional changes, thereby creating a 'confusion group'. This reduces the chances of learning on the part of the predators and prevents a more pronounced convergence on the part of the prey, the palatable butterflies. In some cases wing structures, such as elongated tails, serve to deceive predators. Species of very different systematic position may thus partake in this kind of mimicry grouping without being forced to develop the high degree of conformity typical of Batesian mimicry, as it is sufficient for the similarity to be apparent during rapid and mostly erratic flight.

The new results provide a broader view of the mimicry phenomenon and they make the process of fine tuning in the classical forms of mimicry more plausible. The findings in this paper are supported by an extensive array of examples.

(For more detailed information in English, see Summary on page 111, in Spanish on page 113.)

Dr. Walter Winhard, Austr. 4, D-87666 Pforzen.

Inhalt

1. Einleitung

1.1. Problemstellung

Was macht Schmetterlinge erstaunlich ähnlich, wenn nicht Verwandtschaft?

Wer schon des öfteren in entomologischen Sammlungen die Farbenpracht und Vielfalt tropischer Tagfalter bestaunt hat und auch um die Artenmannigfaltigkeit in tropischen Wäldern weiß, ist mitunter sehr enttäuscht, wenn er selbst zum ersten Mal die Tagfalter eines Tropenwaldes in Augenschein nehmen kann. Es geht ihm dann vielleicht wie dem Ökologen, der OWEN (1971, S. 1) in Uganda besuchte und der von diesem in den Budongo Forest geschickt wurde, einem der artenreichsten ostafrikanischen Wälder. Dieser kehrte ein paar Tage später zurück und meldete, er habe zwar sehr viele Tagfalter gesehen, aber nur sehr wenige verschiedene Arten. Ganz ähnlich erging es mir, als ich nach umfangreichen Erfahrungen in Afrika und Asien zum ersten Mal in Südamerika ein Primärwaldgebiet aufsuchte, das mir der peruanische Falterexperte LAMAS sehr empfohlen hatte. Im Naturschutzgebiet Tambopata der Provinz Madre de Dios im Südosten Perus trat mir anstatt der auf Grund des Studiums von Schmetterlingsbüchern erwarteten Vielfalt eine 'Eintönigkeit' von Typen entgegen: Die großen Ithomiinen waren alle rotbraun, die kleineren transparent, die Heliconier hatten alle auf schwarzem Grund rotbraune Zeichnungselemente, auf den Hinterflügeln in Form von radiär angeordneten Strahlen, oder sie waren gelb-schwarz mit blauem Metallic-Glanz. Vertreter anderer Familien, die ich zunächst gar nicht bewußt wahrnahm und vielfach nur versehentlich entdeckte, reihten sich in Aussehen und Verhalten in die beschriebenen Typen ein.

Hat man nun aber erst einmal die Tagfalterfauna eines Gebietes besser kennengelernt und möchte unter den häufigeren, bereits vertrauten Faltern weitere Arten entdecken, die einem noch nicht zu Gesicht gekommen sind, lernt man trotz großer Anstrengungen eigentlich nie, gewisse ähnliche Arten im Flug zu unterscheiden. Immer wieder hält man eine seltene Art für eine am selben Ort fliegende häufige und erfährt von seinem Irrtum oft nur durch Zufall, wenn man den Falter z.B. fängt und genauer inspiziert. Da hilft es meistens wenig, daß man die entsprechenden Arten im präparierten Zustand ohne weiteres unterscheiden kann, da vielfach im Freiland die für die Differenzierung entscheidenden Merkmale nicht zu erkennen sind, sei es, daß der Falter mit zusammengeklappten Flügeln irgendwo sitzt und nur die oft kryptische Unterseite der Hinterflügel und wenig von den Vorderflügeln zeigt, sei es, daß er herumfliegt.

Schon wenn der Falter langsam und relativ geradlinig fliegt, sind die Farbeindrücke, die von ihm ausgehen, für den Menschen und vermutlich auch für die bedeutsamsten Freßfeinde der Falter, die Vögel, ganz anders.

Sieht man den Falter nicht direkt von oben, was meistens der Fall ist, so beeinflussen je nach Blickwinkel auch oder überwiegend die Flügelunterseiten die Farbeindrücke. Einzelheiten der Zeichnung und Färbung lassen sich nicht mehr genau erfassen. Je nachdem, wie intensiv und unter welchem Einfallwinkel die Sonnenstrahlen auf die Flügel treffen, Zustände, die sich bei einem fliegenden Falter innerhalb von Sekundenbruchteilen ändern können, stellt sich das fliegende Objekt dem Auge auch wieder anders dar. Man denke dabei nur an die großen Helligkeitsunterschiede zwischen schattigen Stellen unter dem Laubdach der Urwaldriesen und den Lichtungen.

Fliegt der Falter schnell, bewegt er die Flügel relativ häufig auf und ab und wechselt noch oft die Flugrichtung, so muß auch bei Vögeln mit besserem zeitlichen Auflösungsvermögen, als es der Mensch besitzt, in der optischen Wahrnehmung ein Verschmelzen der Färbungs- und Zeichnungselemente auftreten.

So ist zu erwarten, daß Falter, die in präpariertem Zustand leicht zu unterscheiden sind, wenn sie fliegen, nur noch einer Ähnlichkeitsgruppe zugeordnet werden können, und zwar gelingt die Differenzierung in der Regel um so weniger, je schneller sich der Falter durch die Luft bewegt.

Weiterhin spielt auch das Verhalten des Falters während des Fluges und bei Start und Landung eine Rolle.

Die erstaunlichen Ähnlichkeiten zwischen oft nicht näher verwandten Tagfaltern blieben in der Vergangenheit nicht unbemerkt und führten zu der Entwicklung von zwei fundamentalen Theorien zur Mimikry (Batessche und Müllersche Mimikry, s.u.). Viele Fälle überraschender Ähnlichkeiten wurden entdeckt, als die Falter in präpariertem Zustand in Museen bestimmt und systematisch eingeordnet wurden; ja manchmal deckten erst nachträglich Experten die wahre Identität falsch eingeordneter Exemplare auf.

Nicht selten wurden dann Freilanduntersuchungen und Experimente angestellt, die Aufschlüsse über die Ursachen der auffälligen Ähnlichkeiten der betreffenden Arten gaben.

Ob nun die Entdeckungen im Freiland oder im Museum Ausgangspunkt für weitere Forschungen waren, immer ging man von einer Ähnlichkeitsgruppe aus und kümmerte sich dann im Freiland eben nur um diese Gruppe von Faltern, ohne weitere Falter bzw. Insekten mit einzubeziehen, die vielleicht im Flug ebenfalls – wenigstens etwas – ähnlich erscheinen oder zu anderen Ähnlichkeitsgruppen überleiten.

Es erschien mir deshalb wichtig, in Tagfaltergemeinschaften tropischer Gebiete **alle** auftretenden Falter zu registrieren, zu bestimmen und sie einerseits nach ihrem Erscheinungsbild im Flug Ähnlichkeitsgruppen zuzuordnen, andererseits aber auch die Häufigkeit ihres Auftretens in Abhängigkeit von Ort und Zeit, ihr Flugverhalten und den Selektionsdruck, dem sie von seiten ihrer Freßfeinde ausgesetzt sind, festzuhalten, um so Informationen über die biologischen Ursachen dieser Ähnlichkeiten zu bekommen.

Eine ganz besondere Bedeutung sollte dabei der Frage zugemessen werden, ob mit den Theorien der Batesschen und Müllerschen Mimikry alle Ähnlichkeiten zwischen nicht näher verwandten Tagfaltern erklärt werden können oder ob gerade für das Verständnis der oft verblüffenden Ähnlichkeit genießbarer Tagfalter andere Mechanismen verantwortlich gemacht werden müssen.

1.2. Batessche Mimikry

Als der englische Naturforscher HENRY W. BATES in den Jahren 1849 bis 1860 brasilianische Urwälder durchstreifte, entdeckte er immer wieder zwischen Scharen auffällig gefärbter Falter aus der Familie der Nymphalidae einige wenige sehr ähnliche, die aber einer ganz anderen Familie angehörten. In seiner Veröffentlichung (BATES 1862) stellte er Nymphalidae und Pieridae dar. Er nahm an, daß die selteneren Weißlinge (Pieridae) genießbar sind, aber kaum gefressen werden. Sie täuschen durch ihr Aussehen ihre potentiellen Freßfeinde (ROTHSCHILD 1972a, HUHEEY 1984), die nach unangenehmen Erfahrungen mit den ähnlichen bunten, langsam fliegenden und viel häufigeren Nymphalidae, die den Vögeln nicht schmecken, auch die schmackhaften Weißlinge nicht weiter beachten (BATES 1862).

Die genießbare Art (Nachahmer, engl. mimic) profitiert durch die Ähnlichkeit mit der ungenießbaren Art (Vorbild, engl. model), während sich diese Ähnlichkeit nachteilig für das Vorbild und den Freßfeind auswirkt. Das Vorbild wird öfters attackiert, insbesondere nachdem der Freßfeind gerade gute Erfahrungen mit dem Nachahmer gemacht hat, dem Freßfeind entgeht mögliche Beute, wenn er nach unangenehmen Erfahrungen mit dem Vorbild auch den Nachahmer meidet. Das wurde in der Theorie (HUHEEY 1964, TURNER et al. 1984) ausgeführt und im Experiment (LEA & TURNER 1972) aufgezeigt.

Der auf den Nachahmer wirkende Selektionsdruck, dem Vorbild ähnlicher zu werden bzw. ähnlich zu bleiben, ist wesentlich stärker als der Selektionsdruck, der auf das Vorbild einwirkt, sich vom Nachahmer abzusetzen. Deshalb advergiert der Nachahmer gegen das Vorbild, das zu `entfliehen versucht`. Ein Batessches Mimikrysystem ist deshalb nicht stabil, sondern Änderungen unterworfen (BROWER & BROWER 1972, TURNER et al. 1984). Die Advergenz wird möglich, weil das Vorbild seine Färbung nicht ändern soll wegen der "Erziehung" von Freßfeinden (NUR 1970, BROWER & BROWER 1972).

Folgende Charakteristika kennzeichnen ein Batessches Mimikrysystem:

– Das Vorbild muß häufiger als der Nachahmer sein (BATES 1862, COTT 1940, BROWER 1960, HOLLING 1965, RETTENMEYER 1970, PILECKI & O'DONALD 1971, HUHEEY 1988). Andernfalls könnte die Ähnlichkeit des Nachahmers mit der auffälligen Warntracht des Vorbilds sich für den Nachahmer stark negativ auswirken, da sie ihn auffällig macht, ohne ihm genügend Schutz durch ein funktionierendes Mimikrysystem zu bieten (COTT 1940, SHEPPARD 1959, TURNER et al. 1984).

– Der Nachahmer muß das Vorbild möglichst genau kopieren, wobei die Ähnlichkeit sich auf äußerlich sichtbare Strukturen, Färbung oder/und Verhalten beschränken kann (COTT 1940, SHEPPARD 1959, HUHEEY 1984). Andernfalls könnten Freßfeinde die Nachahmer von den Vorbildern unterscheiden lernen und die Nachahmer dezimieren.

– Polymorphismus tritt beim Nachahmer oft auf, weil er seine Häufigkeit so erhöhen kann, ohne seinen mimetischen Schutz zu verlieren, indem sich verschiedene Vorbilder, denen die Morphen ähnlich sehen, die Last der Schädigung durch den Nachahmer teilen (SHEPPARD 1959).

- Weiterhin forderte COTT 1940, daß Vorbild und Nachahmer am selben Ort und zur selben Zeit auftreten müssen. Selbstredend vermindert sich dadurch die Wahrscheinlichkeit, daß ein Freßfeind Vorbild und Nachahmer unterscheiden kann. Während aber das gemeinsame Auftreten von Vorbild und Nachahmer am selben Ort strikt zu fordern ist, da sonst Freßfeinde lernen könnten, wo genießbare und wo ungenießbare Vertreter des Mimikrysystems auftreten, kann man das gemeinsame zeitliche Auftreten nur mit Einschränkung fordern. Es sind viele Beispiele Batesscher Mimikry bekannt geworden, bei denen Vorbild und Nachahmer zu verschiedenen Zeiten auftreten (ROTHSCHILD 1963, HUHEEY 1980a, 1984, GILBERT 1983, WALDBAUER 1988).
  Besonders interessant in diesem Zusammenhang sind die Befunde von WALDBAUER (1988), warum in der gemäßigten Zone Nordamerikas die Nachahmer von Hummeln und Wespen aus der Familie der Diptera zeitlich vor ihren Vorbildern im Frühjahr erscheinen können. Die Erklärung ist relativ einfach: Die unangenehmen Erfahrungen der insektenfressenden Vögel bei Attacken auf die wehrhaften Hymenopteren sind so einprägsam, daß ältere Vögel noch lange Zeit danach weder Vorbild noch Nachahmer angreifen. Die Nachahmer treten vor den Vorbildern bereits im Frühjahr auf. Später, wenn die heranwachsenden unerfahrenen Jungvögel flügge werden, treffen sie auf die Vorbilder.
  Man kann also vereinfachend sagen: Die Freßfeinde müssen mit größerer Wahrscheinlichkeit auf die Vorbilder als auf die Nachahmer treffen, damit ein Batessches System gut funktionieren kann.
- Die Vorbilder sind langlebig und zäh (HUHEEY 1984), da so die Warntracht den Freßfeinden möglichst lang vor Augen geführt wird, und der Falter eine Attacke möglicherweise überleben kann, wenn sie vom Freßfeind frühzeitig abgebrochen wird – sei es wegen des schlechten Geschmacks des Falters oder sei es auf Grund von olfaktorischen oder anderen Reizen, die der Freßfeind in unangenehmer Erinnerung hat.
- Der Nachahmer verhält sich im Gegensatz zum Vorbild eher unauffällig wie kryptisch gefärbte Arten (HUHEEY 1984).

1.3. Müllersche Mimikry

Wie schon BATES bemerkt hatte, sehen sich vielfach auch ungenießbare Arten ähnlich. Dafür bot der deutsche Zoologe FRITZ MÜLLER folgende Erklärung (MÜLLER 1878): Freßfeinde müssen lernen, welche Falter ungenießbar sind. Wenn nun verschiedene Arten die gleiche Warnfärbung tragen, so verteilt sich die Zahl der zu opfernden Individuen, um einen Freßfeind zu "erziehen", auf mehrere Arten, wovon jede einzelne Art profitiert.

Bei Müllerscher Mimikry profitieren alle beteiligten Arten (potentielle Freßfeinde und Beutearten) von der Ähnlichkeit. Die Freßfeinde vermeiden sinnlose Fangaktionen, die Falter werden weniger attackiert, da die Freßfeinde nur eine Warntracht erlernen müssen (FISHER 1958).

Im Gegensatz zu einem Batesschen System sind Erbänderungen, die das äußere Aussehen eines Falters so verändern, daß er nunmehr vom Freßfeind von den anderen ungenießbaren Arten des Mimikryringes unterschieden werden kann, mit einem Selektionsnachteil verbunden. Also kommt es zu einer Stabilisierung des Systems (BROWER & BROWER 1972).

Dabei kann konvergente oder parallele Evolution zur Entstehung solcher Ähnlichkeiten der beteiligten Arten führen (BROWER & BROWER 1972). Man spricht von Konvergenz, wenn zwei oder mehr nicht näher verwandte Arten durch Erbänderungen ihren Vorfahren immer unähnlicher werden und sich dabei in ihren äußerlichen Merkmalen immer mehr annähern. Von Parallelismus hingegen spricht man, wenn die Selektion dafür sorgt, daß zwei oder mehr Arten im Laufe der Stammesgeschichte nicht divergieren, sondern in ihren äußerlichen Merkmalen ähnlich bleiben, sie also gleichsinnig verändern, während die Arten bezüglich der übrigen Merkmale durchaus in verschiedene Richtungen evoluieren können. Ein berühmtes Beispiel liefern dafür die Arten *Heliconius erato* und *Heliconius melpomene* (Heliconiinae, Nymphalidae) in Zentral- und Südamerika (TURNER 1988).

Folgende Charakteristika kennzeichnen ein Müllersches Mimikrysystem:

- Je häufiger die Arten einer Müllerschen Ähnlichkeitsgruppe (Mimikryring) sind, umso besser fällt für jedes einzelne Individuum der Schutz aus (COTT 1940, SHEPPARD 1958, TURNER et al. 1984).

- Die Ähnlichkeit muß nicht allzu groß sein (COTT 1940), da es für die Freßfeinde nicht vorteilhaft ist, die Mitglieder des Ringes an kleineren Differenzen unterscheiden zu lernen.
- Polymorphismus tritt selten auf (SHEPPARD 1958). Je kleiner die Zahl der von den Freßfeinden zu erlernenden Warntrachten bleibt, umso geringer fällt die Zahl der Opfer aus.
- Ein Auftreten der Arten am selben Ort und zur selben Zeit ist zwar nicht unbedingt erforderlich, steigert aber den Lernerfolg beim Freßfeind (HUHEEY 1984).
- Alle beteiligten Arten sind zäh und langlebig wie die Vorbilder der Batesschen Nachahmer (HUHEEY 1984, cf. oben).
- Die Vertreter eines Müllerschen Systems sind auffällig gefärbt und bewegen sich langsam (HUHEEY 1984).

Zwischen Batesscher und Müllerscher Mimikry gibt es fließende Übergänge: So ist ein Müllersches System, bestehend aus einer extrem und einer nur ganz schwach giftigen Art einem Batesschen System sehr ähnlich (REMINGTON & REMINGTON 1957, BROWER 1958a-c, ROTHSCHILD 1963, HUHEEY 1988). Man kann Batessche und Müllersche Mimikry als extreme Fälle eines kontinuierlichen Spektrums mit allen Übergängen betrachten (HUHEEY 1976, 1980b, ROTHSCHILD 1981a) bzw. als die beiden Hälften des Spektrums (BENSON 1977). Sehr giftige Falter entwickeln eine eigene Warntracht und setzen sich so von den anderen Vertretern des Müllerschen Systems ab (HUHEEY 1988). Das zweifelten allerdings auch einige an (BENSON 1977, SHEPPARD & TURNER 1977, TURNER 1977).

Gegen ein Verwischen von Müllerscher und Batesscher Mimikry sprechen sich aus: TURNER 1977, BENSON 1977, ROTHSCHILD 1963, 1981a.

1.4. Ähnlichkeit genießbarer Arten

Bleiben die Fälle zu untersuchen und zu erklären, in denen genießbare Arten einer Gattung ganz erheblich im Aussehen, mitunter auch im Verhalten von ihren allernächsten Verwandten abweichen und sich damit – vor allem im Flug – dem Erscheinungsbild von Arten anderer Gattungen, ja gar anderer Familien oder Ordnungen annähern. Diese Tatsache blieb Naturforschern nicht verborgen und findet immer wieder Erwähnung. So schreibt z.B. AURIVILLIUS (1910 in SEITZ 1925) auf Seite 62: "*Eronia leda* erinnert im männlichen Geschlecht sehr an *Teracolus incretus (=Colotis auxo incretus)*, ...". Als der Verfasser des Buches 'Butterflies in Thailand', Bro. A. PINRATANA, auf die merkwürdige Papilionidengattung *Lamproptera* im Zusammenhang mit der hier vorliegenden Forschungsarbeit ansprochen wurde, erzählte er sofort von der Ähnlichkeit der beiden Arten mit Libellen, was auch JORDAN (1909 in SEITZ 1927) bereits berichtet: "Sie (*Lamproptera curius* und *Lamproptera meges*) halten sich in der Nähe von Gewässern auf, an offenen Stellen, über die sie in schnellem niedrigen Fluge wie Libellen hin- und herschießen."

Eine Erklärung für die Ähnlichkeit nicht näher verwandter genießbarer Arten wurde meines Wissens bis jetzt erst in einem Spezialfall versucht (MARDEN 1992). Dieser nimmt an, daß sich weniger geschickte Flieger unter den Tagfaltern zwischen sehr geschickten verstecken, die von den Vögeln nicht attackiert werden, weil kaum eine Chance auf Fangerfolg besteht. Ansonsten wurde allenfalls hie und da vergeblich versucht, einen Fall von Müllerscher oder Batesscher Mimikry zu konstruieren, wie im Beispiel der Nymphalidengattungen *Asterope* und *Agrias* (D'ABRERA 1987b, Butterflies of the Neotropical Region, S. 590).

Umso mehr erschien es interessant, gerade diesen Ähnlichkeiten ganz besondere Aufmerksamkeit bei den Untersuchungen zu schenken.

1.5. Freßfeinde

Unter den Freßfeinden, die das Leben der am Tage fliegenden Falter bedrohen, spielen Vögel die wichtigste Rolle (COTT 1957, WICKLER 1968, RETTENMEYER 1970). Daneben gibt es auch noch eine Menge anderer Freßfeinde geringerer Bedeutung, z.B. Eidechsen, Kröten, etc. (COTT 1940, BROWER 1958a-c, SEXTON 1964, PAPAGEORGIS 1975, SCHULER 1985, SCHULER & HESSE 1985). Doch fast ausschließlich die Vögel unter all diesen Freßfeinden können gezielt Jagd auf Tagfalter machen.



Abb. 1.1. *Troides amphrysus ruficollis* ♀ (Khao Phra Thaew-Park, Phuket, Thailand). Die Arten der Gattung *Troides* sind auffällig gefärbt und ungenießbar.

Die meisten Vögel attackieren Falter, wenn sie ruhen, beschäftigt sind (z.B. Balzflug, Blütenbesuch) oder dicht an deren Warte vorbeifliegen. Vor allem landende Falter werden attackiert (SWYNNERTON 1915, CHAI 1986).

Da es ausgesprochen schwierig ist, im Freiland die Attacken der Vögel auf Falter zu beobachten und weniger die Pläne des Beobachters als der Zufall diktieren, welche Falter gerade in die Fangversuche der Vögel – mit oder ohne Erfolg – verwickelt sind, haben auch Untersuchungen der Spuren, die die Vögelschnäbel auf den Flügeln der Falter infolge von Attacken zurücklassen (beakmarks), und Fütterungsexperimente große Bedeutung.

POULTON (in MARSHALL & POULTON 1902: 366) vermutete, daß Falter der Acraeinae und Danainae (Nymphalidae) signifikant mehr Schnabelspuren aufweisen müßten als Vertreter genießbarer Arten. Er begründete das so: Vögel fangen und testen die Falter, lassen aber die ungenießbaren wieder frei, während sie die genießbaren fressen. CARPENTER (1941, 1942) konnte diese Vermutung bestätigen. Über die Aussagekraft dieser Methode herrschen heute keine Zweifel mehr (SHEPPARD 1959, SARGENT 1973, EDMUNDS 1974a,b, SHAPIRO 1974, SMITH 1979, ROBBINS 1981).

POUGH & BROWER (1977), BOWERS & WIERNASZ (1979) erweiterten die Methode, indem sie zwei Arten von Schnabelspuren auf den Falterflügeln unterschieden, solche, die davon zeugen, daß der Vogel den Falter freiwillig wieder losließ (Falter mit Schnabelspuren, engl. beak-marked butterflies), und solche, die darauf schließen lassen, daß sich der Falter, der wahrscheinlich gefressen worden wäre, wieder losreißen konnte (Falter mit Pickmarken, engl. beak-torn butterflies). Ist die Anzahl der Individuen mit Pickmarken bei einer Art höher als die der Falter mit Schnabelspuren, so kann sie als genießbarer gelten als eine Art, bei der sich das Verhältnis umkehrt. So konnten BOWERS und WIERNASZ (1979) z.B. zeigen, daß freilebende Vögel die Art *Ascia monuste* (Pieridae) zehnmal so häufig nach dem Fang wieder losließen als die Art *Cercyonis pegala* (Satyrinae).

Da die Bedingungen, unter denen Attacken auf Tagfalter von seiten der Vögel im Freiland stattfinden, kaum steuerbar sind, griffen viele Forscher zu Fütterungsexperimenten, um Antworten auf spezielle Fragen der Mimikrytheorien zu bekommen. Dem Vorteil, daß so der Verlauf des Experiments beeinflußt werden kann, steht der Nachteil gegenüber, daß die Falter dabei in der Regel in einer der Situation in der

Natur wenig vergleichbaren Form geboten bzw. nur Attrappen verwendet wurden (SWYNNERTON 1915b, HOLLING 1965, ESTABROOK & JESPERSEN 1974, SCHULER 1974, 1980, DILL 1975, BOBISUD & POTRATZ 1976, ARNOLD 1978, LUEDEMAN et al. 1981, CHAI 1986).

Was die Akzeptanz von Faltern durch Vögel anlangt, so gibt es artliche, aber auch individuelle Unterschiede. Außerdem spielen auch andere Faktoren eine entscheidende Rolle, so z.B. der Hunger (des Vogels selbst bzw. der zu versorgenden Nachkommenschaft), das Angebot an alternativer Beute, die Wahrscheinlichkeit, den Falter erbeuten zu können, aber auch die Vorerfahrungen mit ungenießbaren Vorbildern bzw. genießbaren Nachahmern eines Batesschen Systems ("Angst vor Strafe", "Schlimmheit der Strafe", relative Häufigkeit von Vorbild und Nachahmer), und die Zeit, die seit einer unangenehmen Erfahrung verflossen ist (BROWER 1960, HUHEEY 1988).

Wegen der Theorien, wie sich Batessche bzw. Müllersche Mimikry entwickeln, ist es wichtig zu wissen, daß auch Vorbilder attackiert werden. Das wurde schon öfters auch in der Natur nachgewiesen (CARPENTER 1942, ENDLER 1986, BROWER 1988b).

Zweifellos wird die Vermeidung von Vorbildern und Nachahmern von Freßfeinden erlernt (MOSTLER 1935, BROWER 1958a-c, BROWER & BROWER 1965, ALCOCK 1970, PLATT et al. 1971, SCHULER 1974, EVANS & WALDBAUER 1982).

1.6. Chemische Verteidigung bei Faltern

Einen sehr guten Überblick über die Mechanismen chemischer Verteidigung bei Tagfaltern findet man bei L. P. BROWER (1984, Chemical defences in butterflies.)

Viele Pflanzenfamilien sind dadurch geradezu charakterisiert, daß ihre Arten chemische Verteidigungsstoffe produzieren (BROWER & BROWER 1964, ROTHSCHILD 1972a). Da es kaum einen absoluten Schutz geben kann, nimmt es nicht Wunder, daß sich gewisse Tagfalterfamilien auf solche Pflanzenfamilien spezialisiert haben: So ernähren sich – soweit bekannt – die Raupen der Danainen von Asclepiadaceen, der Heliconiinen von Passifloraceen und die der Ithomiinen von Solanaceen (DEVRIES 1987).

Die zur Verteidigung dienenden chemischen Substanzen können von den Lepidopteren selbst produziert werden, z.B. von den Arten der Gattung *Zygaena* (BROWER 1984), oder die Larven nehmen beim Verzehr der Futterpflanzen Stoffe auf, die sich – eventuell nach Umwandlung in Derivate – auch noch in der Imago finden, z.B. bei Arten der Gattung *Danaus* (OWEN 1971, BROWER 1984). Die Palette der eingesetzten Stoffe ist recht umfangreich und sicher noch nicht in vollem Umfange bekannt (Kardenolide, Senfölglykoside, HCN, Alkaloide mit Pyrrolizidin-Struktur, usw.).

BROWER (1984) definiert chemische Verteidigung folgendermaßen: Ein Beuteindividuum genießt chemischen Schutz, wenn es eine oder mehrere chemische Substanzen enthält, welche zur Ablehnung der Beute durch Parasiten oder Freßfeinde führen. Die Verschmähung durch den Freßfeind kann bereits auf Grund des Geschmacks oder des Geruchs erfolgen oder sich nach dem teilweisen oder völligen Verzehr von einem oder mehreren Beuteindividuen einstellen.

Nach dieser Definition besitzen Batessche Nachahmer, die lediglich den optischen, akustischen und/oder taktilen Sinn des Freßfeindes irreführen, kein chemisches Verteidigungssystem. Wenn sich die schädlichen Effekte der chemischen Stoffe eines Beutetieres beim Freßfeind unmittelbar einstellen, kann das Beutetier eine Attacke möglicherweise überleben. Tritt eine schädliche Wirkung der aufgenommenen Substanzen allerdings erst mit Verzögerung ein, so wird das Beutetier wahrscheinlich getötet und gefressen. Sein Tod nutzt dann anderen Individuen, wenn der Freßfeind auf Grund der unangenehmen Erfahrung in der Folgezeit Tiere mit ähnlichen Merkmalen meidet.

Zwei grundsätzlich verschiedene Arten chemischer Verteidigungsstoffe treten bei Schmetterlingsimagines auf:

Substanzen, die dem Freßfeind Schaden zufügen, wobei sie für den Feind mit dem Geschmacks- oder/und Geruchssinn wahrnehmbar sein mögen oder auch nicht, und solche, die unschädlich sind, auf die aber der Geschmacks- oder/und Geruchssinn des Freßfeindes anspricht (BROWER 1984). Entsprechend kann man, wenn man sehr exakt sein will, auf einen Falter je einen Begriff aus den beiden Merkmalspaaren giftig/ungiftig und genießbar/ungenießbar anwenden.

Da – wie bereits gesagt – chemische Stoffe dem Träger nie einen absoluten Schutz verleihen können, gelingt es immer einigen Freßfeinden – wenn auch nur teil- oder/und zeitweise – sich von der chemisch geschützten Beute zu ernähren (POULTON 1887, MOSTLER 1935, COTT 1940, FORD 1945, WIGGLESWORTH 1964, RETTENMEYER 1970, ROTHSCHILD 1971, 1981b, DAWKINS & KREBS 1979). Deshalb muß es zwischen ungenieß-

baren bzw. giftigen und genießbaren bzw. ungiftigen Arten in Abhängigkeit vom Beutetierindividuum und vom individuellen Freßfeind alle Übergänge geben.

Trotzdem lassen sich Schmetterlingsarten generell als mehr oder weniger ungenießbar bzw. relativ genießbar klassifizieren.

Satyrinen scheinen fast ausnahmslos für alle Freßfeinde genießbar zu sein (BROWER & BROWER 1964, POUGH & BROWER 1977), während man bei den Pieridae ein weit gefächertes Genießbarkeitsspektrum antrifft: So sind z.B. Arten der Gattung *Delias* völlig ungenießbar für Vögel, während Arten der Gattungen *Eurema* und *Belenois* völlig genießbar sind (BROWER 1984).

Die Familie der Papilionidae enthält genießbare, aber auch sehr giftige Vertreter. So sind z.B. die Arten der Gattungen *Battus, Ornithoptera, Pachliopta* völlig ungenießbar (VON EUW et al. 1968, ROTHSCHILD et al. 1970, ROTHSCHILD 1972b), Arten der Gattung *Papilio* jedoch relativ genießbar (BROWER 1958a,b,c).

Ithomiinae sind zwar mehr oder weniger ungenießbar (ALCOCK 1965, BROWER 1984), werden aber von Vögeln nicht so häufig abgelehnt wie Danainae, bei denen allerdings nicht alle gleich giftig und auch nicht für alle Vögel gleichermaßen ungenießbar sind (SWYNNERTON 1915b, BROWER 1988b). Auch bei den Ithomiinae treten von Art zu Art größere Unterschiede in der Ungenießbarkeit auf (POUGH et al. 1973, HUHEEY 1976).

Die Heliconiinae scheinen allesamt ziemlich ungenießbar zu sein, insbesondere die aposematischen Arten (BROWER et al. 1963, BOYDEN 1976), die Acraeinae sind vermutlich alle recht ungenießbar (MARSHALL & POULTON 1902, SWYNNERTON 1915b, CARPENTER 1942).

In den noch nicht genannten Unterfamilien der Nymphalidae ist wohl die Mehrzahl der Arten genießbar (PLATT et al. 1971, BROWER 1984), wenn auch einige Arten sich als relativ ungenießbar erwiesen haben (PLATT et al. 1971, MARSH et al. 1977, BOWERS 1980).

Es bleibt lediglich noch zu erwähnen, daß man von einer großen Zahl tropischer Tagfalterarten entweder nichts über ihre Genießbarkeit aussagen kann oder auf Vermutungen angewiesen ist.

2. Beobachtungsorte

2.1. Auswahl der Beobachtungsorte

Um allgemein gültige Prinzipien leichter entdecken zu können, wurden tropische Gebiete aus drei verschiedenen Faunenregionen – der Orientalischen, der Äthiopischen und der Neotropischen – ausgewählt. Im Vergleich sollten sich dann Gemeinsamkeiten sowie Unterschiede feststellen lassen.

Wegen der Artenfülle wurde in erster Linie in den Tropen geforscht, wegen der günstigen Arbeitsbedingungen in Thailand, Kenia und Ecuador. Aus Gründen des Vergleichs zu der Situation in Ecuador wurden noch einige sub- und extratropische Gebiete Argentiniens herangezogen. Da als Arbeitsperioden im Freiland hauptsächlich die Monate Juli und August in Frage kamen, mußten sich die Untersuchungen in Kenia auf die Küstenregion beschränken, wo auch während dieser Monate noch die fast täglich aufziehenden Monsumwolken für genügend Feuchtigkeit und ein reiches Falterleben sorgen. In Thailand herrscht in besagten Monaten Regenzeit mit entsprechendem Tagfalterreichtum. Leider erschweren die häufig und unerwartet eintretenden Regenfälle die Quantifizierung so mancher Beobachtungsserien. Ecuador bietet sowohl geographisch als auch klimatisch eine derartige Vielfalt, daß man während der genannten Monate mit etwas Glück geeignete Orte zur passenden Zeit aufsuchen kann.

Viele Anforderungen sind an einen Beobachtungsort zu stellen, wenn er geeignet sein soll:

- Es sollte sich in der Regel um einen intakten Biotop handeln, da unter dem Einfluß des Menschen meist einige Arten zahlenmäßig stark zunehmen, andere aber selten werden oder gar ganz verschwinden. Ausgehend von der aktuellen Situation ist es dann ausgesprochen schwierig – wenn nicht oft unmöglich – die auftretenden Ähnlichkeiten unter den Faltern zu deuten, die sich im Laufe von Jahrmillionen unter ganz anderen Bedingungen entwickelt haben.
- Der Biotop muß zugänglich sein. Sollen Arten beobachtet werden, die sich im Regenwald aufhalten, so sind schmale Wege bzw. Pfade sehr geeignet. Obwohl Flußläufe durch Waldgebiete in der Regel ein reiches Falterleben bieten, sind sie ohne begleitenden Pfad wenig zur Beobachtung von Faltern geeignet, da vom Wasser aus nur bestimmte Arten registriert werden können.



Abb. 2.1. Pflanzenwuchs am Rand des Weges nach Pha Khlok (Khao Phra Thaew, Phuket, Thailand)

- Da sich die auftretenden Falterarten an gewissen Plätzen ansammeln, müssen diese Orte entdeckt werden. Nicht selten sind es blühende oder fruchtende Sträucher entlang von Wegen und Pfaden durch den Wald oder am Waldrand, die die Falter anziehen. Doch manchmal sind es auch Stellen mitten im Wald, die sich zu Sammelplätzen von Faltern entwickeln, was z.B. für die Ithomiinae und *Parides*arten (Papilionidae) in Südamerika, *Delias*- (Pieridae) und *Euploea*arten (Danainae) in Südostasien und *Acraea*arten in Afrika gilt. Das Auffinden entsprechender Orte erfordert Zeit, Geduld und auch etwas Glück.

Aufgrund dieser Forderungen versteht es sich von selbst, daß es nicht leicht ist, geeignete Beobachtungsorte zu finden. So ging ihrer Auswahl jeweils ein Besuch des entsprechenden Landes voraus mit ausgedehnter Reisetätigkeit zu naturbelassenen Gebieten.

2.2. Der Khao Phra Thaew-Naturpark in Thailand

In Thailand hat sich auf der Insel Phuket der Khao Phra Thaew-Naturpark als ausgesprochen günstiger Beobachtungsort erwiesen: Es handelt sich hierbei um ein viele Quadratkilometer großes, dichtes, weitgehend ursprüngliches und intaktes Waldgebiet auf hügeligem Gelände (siehe Abb. 2.1 und 8.1-8.6). Die Wohngelegenheit im Gästehaus der Parkverwaltung machte es möglich, zwischen den häufigen Regenfällen jeweils im Wald zu arbeiten. In der Zeit vom 15. Juli 1987 bis zum 25. August 1987 vor allem, aber auch vom 21. bis zum 24. März 1988 konnten dort Beobachtungen angestellt werden. Als besonders günstig erwies sich ein Weg vom Gästehaus zur Hügelkuppe, der eine besondere Attraktion auf die meisten Tagfalterarten ausübte (Abb. 2.1 und 8.5-8.6). Er war bereits etwas zugewachsen, wurde von keinen

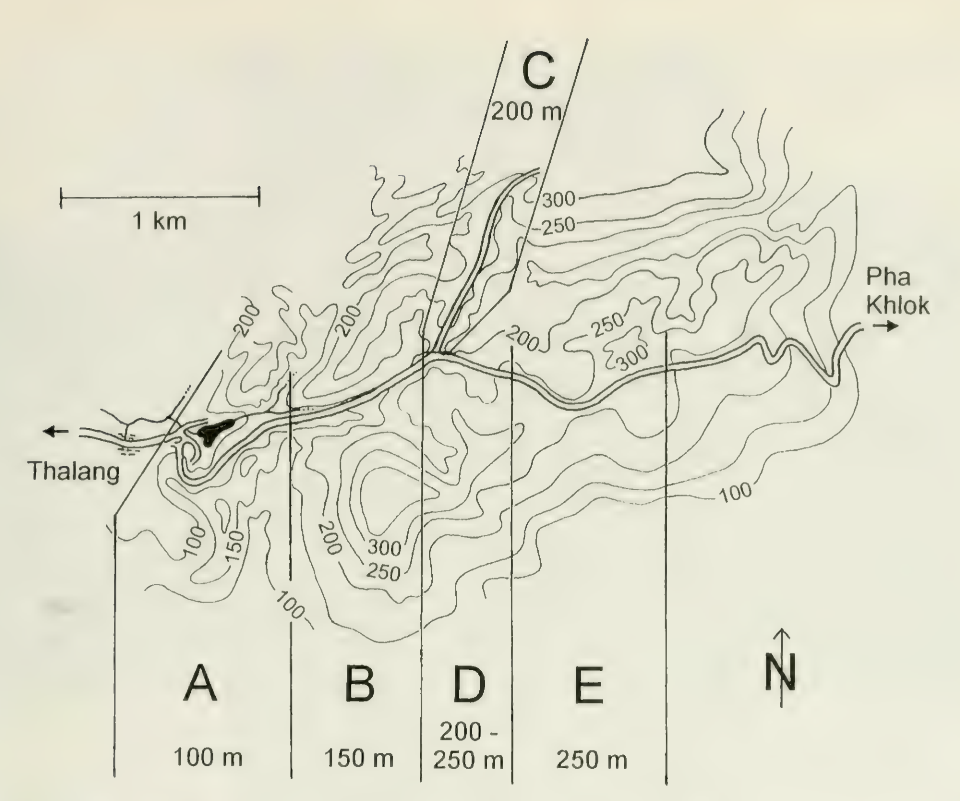


Abb. 2.2. Lage der Beobachtungszonen A, B, C, D und E längs des Weges von Thalang nach Pha Khlok im Khao Phra Thaew-Naturpark auf der Insel Phuket (südl. Thailand)

Fahrzeugen befahren, war aber breit genug, um auf ihm gut vorwärts zu kommen, ohne die Faltergemeinschaften allzusehr zu stören. Entlang dieses Weges wurden fünf Zonen unterschieden: A, B, C, D und E (siehe Abb. 2.2). Der Weg über den Khao Phra Thaew nach Pah Khlok steigt längs der Zonen A, B und D ständig an und verläuft auf der Kuppe (Zone E) im wesentlichen horizontal. Mit Zone C ist das Gebiet um einen Seitenweg bezeichnet, das deshalb mit in die Untersuchungen aufgenommen wurde, weil er rasch in den dichten Wald führt, wo immer wieder große *Euploea*-Ansammlungen zu beobachten waren.

2.3. Die kenianische Küstenregion

In Kenia haben sich neben dem großen, aber wohl weitgehend sekundären **Arabuko-Sokoke**-Waldgebiet südlich von Malindi für die Untersuchung als besonders ergiebig die Wälder des Parks der **Shimba Hills** und ein kleines Resturwaldgebiet mit großen alten Bäumen an der **Diani**-Beach südlich von Mombasa erwiesen (Abb. 2.3 und 8.7-8.8).

Der Shimba Hills-Park enthält naturnahe Waldgebiete, nämlich den Longomwagandi-Wald und den Makadara-Wald, wo u.a. noch von epiphytischen Farnen bewohnte Baumriesen zu finden sind.

Im Arabuko-Sokoke-Wald wurden Falter vor allem am Waldrand südlich des Ortes Roka (ca. 40 km südlich von Malindi) und im Waldweg zu der Jilore-Forest-Station (ca. 20 km südlich von Malindi) beobachtet, jeweils ab der Hauptstraße, die von Mombasa nach Malindi führt.

Das Dornbuschgebiet des **Tsavo-Parks** wurde von Zeit zu Zeit besucht, hauptsächlich um Vergleiche mit der Situation in der feuchteren Küstenregion anstellen zu können.



Abb. 2.3. Wald und Grassavanne des Shimba Hills-Nationalparks bei Kwale (südöstliches Kenia, unweit der Küste des Indischen Ozeans)

2.4. Beobachtungsorte in Südamerika

In **Ecuador** wurden an mehreren Orten Untersuchungen durchgeführt, wobei die Wälder am Ufer des Río Toachi westlich von Santo Domingo de los Colorados sich als besonders geeignet erwiesen. Die Orte sind im folgenden in alphabetischer Reihenfolge aufgelistet und präzisiert:

Baños: Wiese auf ca. 2100 m über NN, südlich und direkt oberhalb der Stadt Baños, am Fuße des Vulkans Tungurahua, der auch der Provinz den Namen gab. Bellavista (= "Schöne Aussicht") heißt ein Aussichtspunkt ganz in der Nähe (siehe auch Abb. 2.4).
Otavalo: Bergwald mit Bach (Quebrada San Luis, Stelle 1) und angrenzende Wiesen (Stelle 2) – vgl. auch Tab. 4.16 – bei Tablachupa, ca. 2900 m über NN, ca. 40 km westlich von Otavalo, südlich des Weges von Otavalo nach Apuela, im Kanton Cotacachi der Provinz Imbabura;
Wiesen ca. 6 km südlich von Otavalo (Stelle 3), auf ca. 3200 m bis 3400 m über NN, Provinz Imbabura
Piñas: Waldgebiet der westlichen Präkordillere bei Buenaventura, ca. 900 m über NN, ca. 11 km westlich von Piñas, Provinz El Oro, südliches Ecuador
Puerto Napo: Primärwaldgebiet am linken Ufer des Río Jatunyacu, nahe der Mündung in den Río Napo, Kanton Tena, Provinz Napo (siehe auch Abb. 8.9)
Río Quimi: Waldgebiet entlang des rechten Ufers des Río Quimi, nahe der Mündung in den Río Yacuambi, auf ca. 900 m über NN, Provinz Zamora-Chinchipe, südöstliche Kordillere
Río Topo: Waldgebiet des rechten Ufers des Río Topo, nahe der Mündung in den Río Pastaza, auf ca. 1250 m über NN, ca. 50 km östlich von Baños, Ostkordillere, Provinz Tungurahua
Santo Domingo: Die bewaldeten Ufer des Río Toachi in der Provinz Pichincha, im Kanton Santo Domingo, ca. 15-17 km westlich der Stadt Santo Domingo de los Colorados. Es ist wenig Primär-, hauptsächlich Sekundärwald übriggeblieben. Die extrem steilen Hänge des linken Flußufers oberhalb der Hauptstraße von Quito nach Santo Domingo de los Colorados haben wohl den Wald dort in den Ausläufern der Westkordillere vor der endgültigen Rodung bis jetzt bewahrt. Vor allem zwei Stellen erwiesen sich für Beobachtungen als besonders geeignet:
Stelle 1: Ca. 17 km westlich von Santo Domingo de los Colorados, auf ca. 700 m über NN, im Wald



Abb. 2.4. Tal des Río Pastaza, östlich von Baños, Provinz Tungurahua

westlich der ersten Kehre des Weges, der von der oben erwähnten Hauptstraße nach San Francisco de Tanti führt

Stelle 2: Ca. 15 km westlich von Santo Domingo de los Colorados, Waldgebiet zwischen den Ríos Tahuasa und Tanti, auf ca. 700-750 m über NN

- **Valladolid:** Waldgebiet bei Valladolid im Süden Ecuadors, auf ca. 1600 m über NN, Provinz Zamora-Chinchipe, ca. 150 km südlich der Stadt Loja

In **Argentinien** (z.T. auch im südöstlichen Brasilien) wurden Beobachtungen vor allem in folgenden Gebieten durchgeführt:

(Hinweis: Alle genannten Orte liegen – mit Ausnahme von Iguazú – in den östlichen Anden oder an deren Rand.)

- **Bariloche:** Wiesen beim Bahnhof von San Carlos de Bariloche, ca. 700 m über NN, Provinz Río Negro
- **Cieneguillas:** trockenes Gebiet der Anden (Wiesen zwischen Flächen mit niedrigen Sträuchern), ca. 3600 m über NN, dicht an der bolivianischen Grenze, ca. 30 km westlich von La Quiaca, Provinz Jujuy
- **El Calafate:** Wiesen längs gleichnamigen Baches (Arroyo Calafate) in der Nähe seiner Mündung in den Lago Argentino und südlich des Ortes El Calafate, ca. 250 m über NN, Provinz Santa Cruz, südliches Patagonien
- **Iguazú:** subtropische Primärwaldgebiete um die Wasserfälle des Iguazú (port. Iguaçu), ca. 250 m über NN, sowohl auf der argentinischen (Provinz Misiones) als auch auf der brasilianischen Seite (Provinz Paraná)
- **San Javier:** Andenwiesen zwischen subtropischem Wald auf ca. 1200 m über NN bei San Javier, ca. 20 km westlich von San Miguel de Tucumán, Provinz Tucumán
- **Uspallata:** Wiese bei Uspallata (Provinz Mendoza), am Ufer des gleichnamigen Flüßchens (Arroyo Uspallata), ca. 1900 m über NN, ca. 110 km westlich von Mendoza, an der Straße nach Chile

3. Erhebung der Befunde und Methodik der Untersuchungen

3.1. Bestimmung und Präparation der auftretenden Arten

Zwar galt mein Interesse in erster Linie den Tagfaltern, doch mußten bei der Analyse der Ähnlichkeitsgemeinschaften tagfliegende Nachtfalter ebenso wie Vertreter anderer Insektenfamilien mitberücksichtigt werden.

Für die Bestimmung der thailändischen Falter erwies sich das Werk "Butterflies in Thailand" von PINRATANA (1977, 1983, 1979, 1981, 1985, 1988) als sehr nützlich. Zusätzlich fanden die drei Bände von D'ABRERA "Butterflies of the Oriental Region" (1982, 1985, 1986) Anwendung.

Die kenianischen Falter wurden mit Hilfe des Werkes von D'ABRERA "Butterflies of the Afrotropical Region" und diversen Monographien (ELTRINGHAM 1922, TALBOT 1939, 1944, CARCASSON 1960, 1961, 1963) bestimmt. Erst gegen Abschluß des kenianischen Teils der vorliegenden Arbeit erschien das Buch "The Butterflies of Kenya" (LARSEN 1991), anhand dessen noch einige Zweifel bezüglich der gültigen Artnamen geklärt werden konnten.

Als besonders schwierig erwies sich die Bestimmung der ecuadorianischen Falter. Mit Hilfe der bereits erschienenen fünf Bände "Butterflies of the Neoptropical Region" (D'ABRERA 1981, 1984, 1987a,b, 1988), den Werken "Rhopalocera Americana" (SEITZ 1924), "*Heliconius* and related genera" (HOLZINGER 1994), "Ecologia geográfica e Evolução nas Florestas Neotropicais" (BROWN 1979) und "The Butterflies of Costa Rica" (DEVRIES 1987), einer nicht publizierten Photosammlung ecuadorianischer Weißlinge von ROBERT (Pieridenspezialist aus Alicante) und der Tagfaltersammlung der Zoologischen Staatsammlung in München erfolgte die Ermittlung der wissenschaftlichen Namen der erwähnten bzw. abgebildeten Falter.

Die Namen von Unterarten werden in der Regel nur angegeben, wenn es der nomenklatorischen Präzision dient, vor allem wenn die Zuordnung einer Unterart zur entsprechenden Art nicht zweifelsfrei erscheint. Morphen – für die vorliegende Arbeit von zentraler Bedeutung – werden nur dann namentlich vorgestellt, wenn allgemein gebräuchliche Namen existieren. Ansonsten werden deskriptive Bezeichnungen verwendet, wobei dann die betreffenden Formen in Kapitel 8 farbig abgebildet sind.

Die Präparation der Falter, die zum Bestimmen, Vergleichen und zur Anfertigung der Photos nötig waren, erfolgte in der üblichen Weise (vgl. FORSTER-WOHLFAHRT 1954, "Die Schmetterlinge Mitteleuropas", Bd. **1**: 33-38).

3.2. Erfassung des Verhaltens

3.2.1. Ermittlung der Falterhäufigkeit

Grundsätzlich wurden jeweils alle an einem bestimmten Ort zu einer Zeit auftretenden Tagfalter (mit Ermittlung ihrer Häufigkeit) erfaßt und aufgrund ihres Erscheinungsbildes im Flug Ähnlichkeitsgruppen zugewiesen. Insbesondere wurden Falter, die im Flug nicht eindeutig identifiziert werden konnten, wenigstens einer solchen Ähnlichkeitsgruppe zugeordnet und so doch mitgezählt. Auf diese Weise läßt sich so manche Ähnlichkeit feststellen, die bei schnell fliegenden Arten nur im Flug zu erkennen ist.

Um das Artenverhältnis innerhalb solcher Ähnlichkeitsgruppen näher zu bestimmen, mußten dann noch während der Beobachtungszeit möglichst viele solcher Falter mit dem Netz gefangen werden. Hierbei ist allergrößte Behutsamkeit geboten, denn Fangaktionen bringen eine große Beunruhigung in Falteransammlungen, auf die gerade manche Arten durch Flucht reagieren. Meiden die Falter dieser Arten dann den betreffenden Ort, während andere Arten (z.B. ungenießbare aposematische) dort verbleiben, liefern die erfaßten Häufigkeitsverhältnisse ein schiefes Bild. Deshalb ist es ratsam, jeweils bei einem ersten Aufenthalt an einem geeigneten Beobachtungsort das Artenspektrum durch Fangen zu erfassen und erst geraume Zeit, z.B. ein Jahr später, die Arten zu beobachten und ihre Häufigkeit zu ermitteln. Unvermeidbare Fangaktionen sollte man dabei auf ein Minimum beschränken und – soweit möglich – im Anschluß an eine Beobachtungsperiode durchführen.

Was die Feststellung der örtlichen und zeitlichen Häufigkeitsverteilung der Falter anbelangt, konnte auf der thailändischen Insel **Phuket** grundsätzlich anders vorgegangen werden als an den anderen Beobachtungsorten. Die günstigen Arbeitsbedingungen im Khao Phra Thaew-Park Phukets und die relativ lange Aufenthaltsdauer dort ermöglichten es einerseits, Populationsschwankungen und örtliche Falteransammlungen über viele Wochen hinweg festzustellen, andererseits erschwerten die häufigen, oft auch

tagelang andauernden Regenfälle die Planung von Beobachtungszeiten und -zonen.

Um vergleichbare Daten zu bekommen, wurde pro Tag für jede Zone (vgl. Abb. 2.2) etwa die gleiche Beobachtungszeit (ca. 30 min) aufgewendet. Regelmäßig auftretende tägliche Regenperioden von kurzer Dauer, während derer die meisten Tagfalter nicht flogen (mit Ausnahme der *Euploea*arten, die nur durch sehr starken Regen am Fliegen gehindert wurden), blieben dabei außer acht. Während der einzelnen Beobachtungsperioden (siehe Tab. 3.1) – in der Regel 2 bis 3 mehr oder weniger aufeinanderfolgende Tage – wurde das Falteraufkommen der verschiedenen Zonen erfaßt, indem einmal mit den Zonen A, B begonnen wurde und später die Zonen C, D und E durchstreift wurden, das nächste Mal von Zone E nach Zone A vorgerückt wurde. Aus den Zonen D und E liegen geringfügig weniger Meßwerte vor, da nicht selten mit Erreichen dieser Zonen, die vom Gästehaus weiter entfernt waren, starker Regen einsetzte. Da also weder innerhalb der einzelnen Beobachtungsperioden noch auf jeder Höhenstufe gleich oft die Falter beobachtet werden konnten, da – wie schon gesagt – heftige, oft lange anhaltende Regenfälle das erschwerten, wurden die Häufigkeitszahlen jeweils auf eine kleinste gemeinsame Beobachtungseinheit (BE) bezogen, nämlich die Erfassung aller Falter in **einer** Zone während einer halben Stunde. Die Zahl dieser Beobachtungseinheiten pro Zone bzw. pro Periode ist in den Tabellen 3.2 und 3.3 angegeben.

Durch Bildung der Quotienten N/BE (beobachtete Zahl von Individuen N pro Beobachtungseinheit BE) ist gewährleistet, daß umfangreichere Beobachtungen während bestimmter Perioden oder in gewissen Zonen lediglich die Meßwertgenauigkeit erhöhen.

Da zwischen August 1987 und März 1988 ein relativ langer Zeitraum liegt, wurden bei der Ermittlung der örtlichen Häufigkeitsverteilungen die Meßwerte vom März 1988 nicht berücksichtigt.

Selbstverständlich bekommt man so wenig Informationen über die tatsächliche Häufigkeit der einzelnen Arten bzw. Geschlechter. Fliegen Batessche Nachahmer seltener als ihre Vorbilder, oder registriert man die flugträgeren Weibchen (OWEN 1971) vieler geschlechtsdimorphen Arten in weit geringerer Zahl als die aktiveren Männchen, ergibt sich ein schiefes Bild bezüglich der tatsächlichen Individuenanzahlen der Arten eines Gebietes. Man erhält so jedoch einen relativ ähnlichen Eindruck wie die Vögel, nämlich in welcher Häufigkeit die in einem Gebiet vorkommenden Falter unterscheidbarer Ähnlichkeitsgruppen den Freßfeinden zu Gesicht kommen. Lediglich in den Wäldern mit hohen Bäumen sind Beobachtungen der Falter des Blätterdaches schwierig, ja mitunter – selbst bei Verwendung eines Fernglases – fast unmöglich. Hilfreich sind da Pfade, die an einem Abhang entlang führen und einen Blick auf die Baumkronen von oben bieten.

Die Beobachtungsmöglichkeiten entlang des Weges über den Khao Phra Thaew nach Pah Khlok waren günstig, weil die meisten Tagfalterarten sich längs dieses Weges ansammelten bzw. ihn entlangflogen,

Tab. 3.1-3. Definition der Beobachtungsperioden (Tab. 3.1) und Zahl der Beobachtungseinheiten (BE, 1 BE ≈ 30 min) je Zone (Tab. 3.2) bzw. je Periode (Tab. 3.3) im Khao Phra Thaew-Naturpark auf Phuket (Thailand)

Tab. 3.1

Beobachtungsperiode	I87	II87	III87	IV87	V87	88
Tag und Monat	16.7. 18.7. 20.7. 21.7.	25.7. 29.7.	4.8. 7.8.	7.8. 13.8. 14.8.	22.8. 23.8. 24.8.	22.3. 23.3.
Jahr	1987	1987	1987	1987	1987	1988

Tab. 3.2

Beobachtungs**zone**	A	B	C	D	E
Beobachtungseinheiten (BE)	11	11	10	9	8

Tab. 3.3

Beobachtungs**periode**	I87	II87	III87	IV87	V87	88
Beobachtungseinheiten (BE)	11	8	10	10	10	8

wenn man von den Arten absieht, die ohnehin nur im Halbdunkel des Waldes fliegen oder sitzen (z.B. *Melanitis* spec., Arten der Amathusiinae, einer Unterfamilie der Nymphalidae). Entlang von Schneisen (Flußläufe oder Wege, möglichst gesäumt von blühenden Büschen) fliegen auch insektenfressende Vögel, die immer wieder für geraume Zeit im Gezweig von angrenzenden Büschen und Bäumen Rast machen. So ist also anzunehmen, daß man bei diesem Vorgehen die verschiedenen Tagfalterarten in ähnlicher Zusammensetzung zu Gesicht bekommt wie die wichtigsten Freßfeinde der Tagfalter, die Vögel.

Wie schon erwähnt, wurden jeweils **alle** Falter registriert, was große Konzentration erforderte, denn auch der Mensch – vor allem der Sammler – neigt wie die Vögel dazu, Suchbilder zu entwickeln, was dann seine ermittelten Häufigkeitszahlen verfälscht. Dieses Vorgehen resultierte aus dem Wunsch, diese Zahlen so objektiv wie möglich zu gewinnen. Auch der höher gelegene Luftraum , wo *Euploeen* langsam schwebten, wurde immer wieder mit dem Feldstecher abgesucht. Denn wenn man z.B. in WICKLER (1968, S. 31) liest: "Im Gebiet um Nairobi kommen auf 32 Vorbilder 133 *Papilio dardanus*weibchen ...", so stellen sich einige Fragen: Zu welchen Tageszeiten wurden die Zahlen ermittelt? (Die Nachahmer müssen nicht zur selben Tageszeit wie die Vorbilder fliegen.) Inwiefern sind Häufigkeitsschwankungen über längere Zeiträume hinweg berücksichtigt? Wie lange waren die Vorbilder im Vergleich zu den Nachahmern jeweils zu sehen? (Die Vorbilder fliegen oft sehr lange an einem Platz, während die Nachahmer scheu sind und vielfach nur kurze Zeit auffliegen, um sich dann wieder zu verstecken.) So sehen z.B. die Weibchen von *Cymothoe beckeri*, welche im tropischen Regenwald Afrikas vorkommen, einer ebenfalls dort auftretenden Lymantriide (*Othroeda planax*) sehr ähnlich (s. Abb. 8.10). Zwar konnten während eines 14-tägigen Aufenthaltes in Kribi (Kamerun) zum Jahreswechsel 1974/75 mehr Weibchen von *Cymothoe beckeri* registriert werden als von *Othroeda planax*, doch sah man die *Cymothoe beckeri*weibchen jeweils nur kurz, wenn sie von einem belaubten Busch aufflogen, in welchem sie zuvor mit zusammengeklappten Flügeln gleich einem welken Blatt gut getarnt saßen. Die Falter von *Othroeda planax* jedoch flogen langsam, teils segelnd, mal höher, mal tiefer in 2 bis 5 m Höhe und konnten lange Zeit an einer lichteren Stelle im Wald beobachtet werden.

Die Aufenthaltszeiten in **Kenia** waren jeweils nur kurz, trotzdem konnten gezielt geeignete Beobachtungsorte aufgesucht werden, was auf eine jahrzehntelange Vorerfahrung durch zahlreiche Sammelreisen in dieses Gebiet zurückzuführen ist. Da gerade in den Waldstücken des Shimba Hills-Park oft ein Weg bzw. Flußlauf fehlt, andererseits sich die Falter an bestimmten Stellen um blühende krautige Pflanzen sammeln, erwies es sich als günstiger, durch mehrfaches Zählen der jeweils fliegenden Falter zu verschiedenen Zeiten die durchschnittliche Anzahl der Falter einer jeden vorkommenden Art zu ermitteln.

Die gewonnenen Häufigkeitszahlen ergaben sich durch Summenbildung über folgende Beobachtungstage:

Shimba Hills: 21., 23., 24.8.85 und 4.,11.8.88
Diani Beach: 30.8.85 und 10.8.88
Arabuko-Sokoke Forest: ca. 20 km südlich von Malindi: 27.8.85 und 8.8.88
ca. 40 km südlich von Malindi: 22., 29.8.85 und 9.8.88
Küste nördlich von Mombasa: 18.8.85
bei Kilifi: 31.8.85

In **Ecuador** wurde im Prinzip dieselbe Methode wie in Thailand angewandt, doch beschränkten sich die Beobachtungen auf kürzere Zeiträume. Es waren dann also keine Aussagen über die Entwicklung der Falterhäufigkeiten in der Zeit möglich. Da jedoch verschiedene Gegenden des Landes besucht wurden, konnten so vergleichbare Falterkomplexe in durch die Anden wohl separierten Räumen untersucht werden. Die enorme Vielfalt an Insekten und tagfliegenden Schmetterlingen machte manchenorts eine Beschränkung auf Ähnlichkeitskomplexe nötig, vor allem in den Waldgebieten der Quellflüsse des Amazonas.

Die Falter **Argentiniens** wurden nur insofern einbezogen, als in den argentinischen Anden sich ähnliche Faltergemeinschaften finden wie in der ecuadorianischen Sierra, und bei Iguazú wohl eine mit der in der westecuadorianischen Kordillere vergleichbare Entwicklung stattgefunden haben muß.

Die Beobachtungszeiträume in Südamerika sind jeweils – soweit die Befunde ergänzend – bei den entsprechenden Tabellen bzw. im Text angegeben.

3.2.2. Durchschnittliche Häufigkeit des Wechsels der Flugrichtung pro Sekunde und Fluggeschwindigkeit

WICKLER (1968, S. 23) bemerkt zu Recht: "Alle genaueren Untersuchungen ... beziehen sich auf die körperbaulichen Merkmale. Falls sich aber die Vorbilder zusätzlich im Verhalten unterscheiden, sollte man erwarten, daß die Nachahmer diese Verhaltensunterschiede kopieren."

Tatsächlich läßt sich feststellen, daß Vorbilder in der Regel langsam fliegen und selten die Flugrichtung ändern, während viele genießbare Arten schnell, ja oft geradezu rasant fliegen (z.B. viele *Charaxes*- und *Papilio*arten) oder/und oft bis sehr oft pro Zeiteinheit ihre Flugrichtung wechseln. Die Fluggeschwindigkeit quantitativ exakt zu ermitteln, ist ausgesprochen schwierig, vor allem wenn die Falter sich auf kreisförmigen Flugbahnen bewegen, ganz dicht im Laubwerk fliegen, nur jeweils kurze Flugstrecken zurücklegen oder sich stark zickzackförmig fortbewegen. Hier läßt sich nur eine relativ grobe Klassifizierung vornehmen.

Was die durchschnittliche Häufigkeit der Richtungswechsel pro Sekunde je Falterart anbelangt, konnte man auf folgende Weise zu gut gesicherten Ergebnissen kommen (vgl. Kap. 4.1):

Bis zu einer bestimmten Entfernung vom menschlichen Auge konnten nach entsprechendem Training die Änderungen der Flugrichtung mitzählt werden. Solange lief dann eine Stoppuhr mit. Mit *RW/s* wird die durchschnittliche Zahl von Richtungswechseln pro Sekunde bezeichnet, mit S_{RW} die zugehörige Standardabweichung.

Zur ungefähren Bestimmung der Fluggeschwindigkeit – wie auch zur Erfassung der Zahl von Richtungswechseln – wurde während des Fluges ein Punkt ausgewählt, ab dem die Stoppuhr lief (nicht selten war das meine Position, wenn der Falter an mir vorbeiflog) und ein weiterer markanter Punkt, bei dessen Passage die Uhr anhielt. Als Streckenmaß verwandte ich meine Schrittlänge. Größere Genauigkeit anzustreben, etwa durch Benutzung eines Bandmaßes, hätte keinen Sinn gehabt, da sich infolge häufiger Richtungswechsel auch dann keine ganz gerade Flugbahn ergibt, wenn der Falter z.B. einen Weg entlangfliegt und dabei seine Richtung im wesentlichen beibehält. Mit *SR/s* wird die durchschnittliche Zahl von Schritten (1 Schritt = ca. 0,7 m) pro Sekunde benannt, mit S_{SR} die zugehörige Standardabweichung. Diese Methode liefert leider oft keine gesicherten Werte, vor allem wenn Falter hoch bzw. in Kreisbahnen fliegen oder die Richtung oft und stark während ihres Fluges ändern. Gefangene und in großen Käfigen gehaltene Falter eignen sich auch nicht, da nach Aussagen von Mr. A. COTTON, der in Chiang Mai eine Schmetterlingszuchtfarm unterhält, die Falter ihr Verhalten in solchen Käfigen grundlegend ändern.

Da sich im Laufe der Freilanduntersuchungen herausstellte, daß es weit schwieriger ist, zahlreiche Meßdaten zur Fluggeschwindigkeit zu bekommen als zur Häufigkeit des Flugrichtungswechsel, und sich manche unwegsamen Gebiete überhaupt nicht dazu eignen, lag das Hauptaugenmerk auf der Ermittlung der Flugrichtungswechselhäufigkeit. Für beide Meßgrößen eigneten sich besonders Falter, die keine Blüten besuchten, sondern Wege entlang flogen oder sich aus anderen Gründen im freien Luftraum aufhielten (z.B. die Männchen von *Colotis auxo incretus* bzw. von *Eurema senegalensis*, vgl. Kap. 4.6.2.1). Was die nicht so häufig auftretenden mimetischen Weibchen mancher Arten anbelangt, war es nicht leicht, entsprechendes Zahlenmaterial zu erlangen. Zwar kann man diese Weibchen oft sehr früh am Morgen oder am Spätnachmittag beim Blütenbesuch längere Zeit beobachten, doch fliegen sie dann jeweils nur ganz kurze Strecken von Blüte zu Blüte, wobei die Richtungswechsel wahrscheinlich auch von der Lage der nächsten Blüte, den Zweigen und Blättern beeinflußt werden.

Die gefundenen Werte gelten selbstverständlich nur für die aufgesuchten Orte in der jeweils angegebenen Beobachtungszeit. Sie hängen außerdem auch bei ein- und demselben Falter von Außenfaktoren ab wie zum Beispiel von unmittelbar vorausgegangenen unangenehmen Erfahrungen mit Freßfeinden etc. (vgl. Kap. 4.1.2).

Eine Besonderheit tritt bei gewissen Faltern Südamerikas auf, vor allem bei kleineren, transparenten Ithomiinen: Unter gewissen Umständen – vor allem nach unmittelbar vorausgegangenen Attacken – fliehen solche Falter nicht nur im Zickzackflug, sondern sinken auch in der Vertikalen immer wieder ab um gleich anschließend erneut aufzusteigen, was dem Flug eine Wellenform in der Senkrechten verleiht.

Um die Reaktion von Faltern auf Attacken auch dann registrieren zu können, wenn die Attacke eines Freßfeindes auf sie in natura nicht beobachtet werden konnte, wurden Angriffe dadurch imitiert, daß der Falter nur ganz kurz mit dem Netz gefangen und sofort wieder freigelassen wurde. Beste Ergebnisse, z.B. hochsignifikant häufigerer Flugrichtungswechsel während der Flucht bei manchen Arten, ergaben sich vor allem dann, wenn sich der Falter nur einen Sekundenbruchteil im Netz befand und beim Fangen nicht verletzt wurde.

3.2.3. Sonstiges Verhalten

Das sonstige Verhalten der Tagfalter wurde nur qualitativ untersucht. Genauere quantitative Analysen hätten den Rahmen dieser Arbeit gesprengt. Doch soll betont werden, daß gleichwohl die Beobachtung des gesamten Verhaltensrepertoire der Falter insofern sehr wichtig erscheint, als so die richtige Deutung der erhaltenen Untersuchungsergebnisse erleichtert wird. Es ist notwendig, wenn man die Häufigkeit des Flugrichtungswechsels eines Falter registriert, auch gleich mit zu protokollieren, ob der Beobachtung unmittelbar eine Attacke auf den Falter durch einen Vogel vorausgegangen war oder ob ein Weibchen einen männlichen Falter zum Balzflug veranlaßt hatte.

3.3. Attacken der Freßfeinde

3.3.1. Direkte Beobachtung

Unbeschadet der großen Bedeutung von Fütterungsexperimenten sollten möglichst viele Attacken von Freßfeinden gegen Falter im Freiland beobachtet werden. Gefangene Vögel reagieren vielfach nicht genauso wie freilebende, indem sie Falter fressen, die freilebende nicht beachten (CHAI 1986).

Die Attacken von Vögeln, die im dichten Laubwerk jagen, waren dabei weniger wichtig, nicht etwa nur, weil schwer zu beobachten, sondern weil das Interesse in erster Linie den im freien Luftraum fliegenden Faltern galt.

Die erhaltenen Befunde sind zwar aufschlußreich, es ergeben sich aber hierbei viele Schwierigkeiten, die dafür sorgen, daß man wenige Zusammenhänge ableiten kann. Das liegt zum einen daran, daß der Zufall eine bedeutsame Rolle spielt: Die Attacke muß sich im Blickfeld des Beobachters abspielen, der Erfolg oder Mißerfolg des Freßfeindes sollte festgestellt werden können und der angegriffene Falter sollte einer Art oder wenigstens einer Ähnlichkeitsgruppe zugeordnet werden können. Vielfach stehen einem nur Sekundenbruchteile für die Beobachtung zur Verfügung.

Die beteiligten Vögel, Reptilien oder räuberischen Insekten zu bestimmen wurde nicht versucht, da es für die Fragestellung dieser Arbeit zwar bedeutsam ist, welche Falter mit welcher Häufigkeit attackiert werden, weniger aber die Art, der der jeweilige Angreifer angehört.

Hat man dann in einem Gebiet bereits einige Beobachtungen angestellt, so ergeben sich daraus Fragestellungen, die zu beantworten in der Regel in kürzeren Zeiträumen unmöglich ist, wenn man derart vom Zufall abhängt.

3.3.2. Indirekte Erschließung

Nicht selten findet man getötete Falter auf der Erde, die eindeutig Spuren von Gewalteinwirkung aufweisen, in den meisten Fällen wohl hervorgerufen durch Vogelschnäbel (s. Abb. 8.11, 1. Reihe, rechter Falter). Ein besonderer Glücksfall ist es schon, wenn man einen Vogel einen Falter töten sieht, der dann aber vom Vogel nicht gefressen, sondern fallengelassen wird. Die Folgerung, es handle sich in solchen Fällen um einen Falter, der dem Vogel nicht schmeckte, ist wahrscheinlich in den allermeisten Fällen zutreffend.

Neben getöteten Faltern, die noch weitgehend komplett sind, findet man auch oft mehr oder weniger beschädigte Schmetterlingsfügel oder Flügelteile (s. Abb. 8.12). Man kann dann mit ziemlicher Sicherheit darauf schließen, daß ein Freßfeind den Körper des Falters fraß, die chitinigen Flügel aber verschmähte. Es sollte dabei jedoch beachtet werden, daß Falter nach einem natürlichen Tode z.B. von Ameisen zerlegt werden. In diesem Fall allerdings ist zu erkennen, daß die Flügel von Insektenmandibeln abgebissen und meist auch angeknabbert wurden.

Da die weichen Flügel mancher Falterarten (z.B. *Mycalesis* spec. bzw. *Ypthima* spec., Satyrinae) von einigen Vögeln samt Falterkörper mitverzehrt werden, sind bei genießbaren Schmetterlingen nicht immer entsprechende Überreste zu erwarten.

Gerade deshalb sind die in Kapitel 1.5 erwähnten Pickmarken und Schnabelspuren von Bedeutung (vgl. Abb. 8.11). Eine gewisse Unsicherheit bei dieser Methode rührt daher, daß Beschädigungen von Falterflügeln nicht ausschließlich auf die Einwirkung von Vogelschnäbeln zurückzuführen sein müssen, selbst wenn symmetrisch auf zwei Flügeln etwa gleich große dreieckige Stücke fehlen. Da Falter sich auch

an Gesträuch verletzen können, langsam fliegende ungenießbare Falter mit zähen, biegsamen Flügeln mögen sich dabei abschaben (Pseudoschnabelspuren!), schnell fliegende genießbare Falter Fetzen der Flügel verlieren – mitunter zufälligerweise auch symmetrisch (Pseudopickmarken!) –, sollte man zweifelhafte Fälle ausschließen. Es bleiben noch genug eindeutige Spuren bzw. Marken (vgl. z.B. *Zerene cesonia*, Abb. 8.13).

Die Unterscheidung zwischen Schnabelspuren und Pickmarken ist insofern problematisch, als der Schluß, ein Schmetterling mit Schnabelspuren müsse immer vom Vogel freiwillig losgelassen worden sein (POUGH & BROWER 1977, BOWERS & WIERNASZ 1979), nicht ganz zwingend erscheint.

3.4. Fütterungsexperimente

Eine Schwäche der Fütterungsexperimente mit in kleineren Käfigen gehaltenen Vögeln mag es sein, daß die Falter nicht am Vogel vorbeifliegen, sondern – sich niedersetzend oder im Käfig gehemmt umherflatternd, falls überhaupt lebende Falter angeboten werden – für den Vogel beliebig lange zu beobachten und leichter zu fangen sind. Selbst Falter, die der Vogel auf Grund ihres scheuen Verhaltens in der freien Natur nur selten zu Gesicht bekommt und so kaum von häufigeren, ähnlichen unterscheiden lernt, kann der Vogel im Experiment relativ problemlos erbeuten, was gegenüber der realen Freilandsituation einen geringeren Energieaufwand für den Fang der Falter bedeutet. Da es sich bei Vögeln um lernfähige Individuen handelt, kann sich der Vogel im Käfig anpassen und seinen Speisezettel gegenüber freilebenden Individuen verändern, also auch Falter akzeptieren, deren Fang sich normalerweise vom Energieaufwand her nicht lohnt, oder die er bislang nicht von anderen ähnlichen, viel häufigeren ungenießbaren Faltern unterscheiden gelernt hat. Im letzteren Fall lohnt der Fang erst recht nicht auf Grund der vielen Fehlgriffe bei Attacken: nicht jede Attacke ist erfolgreich, nur wenige erfolgreiche Attacken bringen genießbare Beute ein. Daher ist es wahrscheinlich, daß Falter von Käfigvögeln attackiert werden, die in der Natur unbehelligt bleiben.

Trotz alledem aber, da – wie in Kapitel 3.3.1 erläutert – im Freiland Attacken von Vögeln gegen Falter nicht leicht zu beobachten sind, wurde in Thailand ein Dajaldrosselpaar (*Copsychus saularis*) zu Fütterungsversuchen herangezogen, das in Gefangenschaft bis dahin nur mit pflanzlicher Nahrung aufgezogen worden war, also in Bezug auf Tagfalter keine Vorerfahrungen hatte. Die gewählte Vogelart frißt neben pflanzlicher Nahrung auch Insekten.

Somit konnten nun die Schmetterlingsarten bestimmt werden, die diese Vögel zu Gesicht bekamen, und auch die Reihenfolge, in der ihnen die einzelnen Arten angeboten wurden, soweit die entsprechenden Arten jeweils gefangen werden konnten.

Folgende Fragen wurden an das Experiment gestellt:

– Gibt es Falter, die bereits beim ersten Kontakt abgelehnt werden?

– Reagieren die Vögel so, wie man es nach der Literatur erwartet, d.h. verschmähen sie die Falter, die allgemein als ungenießbar gelten, während sie die Falter fressen, die gemeinhin für genießbar gehalten werden?

– Welche Auswirkungen haben üble Vorerfahrungen mit schlecht schmeckenden bzw. ungenießbaren Faltern (z.B. Vorbilder eines Batesschen Systems) auf die Akzeptanz von ähnlich gefärbten, aber genießbaren Nachahmern?

– Wie groß darf der Unterschied zwischen ungenießbaren Faltern sein, damit die Vögel nach unangenehmen Erfahrungen mit den einen auch die anderen noch meiden? Generalisieren die Vögel dabei ähnlich oder gar genauso wie der Mensch?

3.5. Statistische Auswertung der gewonnenen Daten (Meßergebnisse)

3.5.1. Flugrichtungswechsel und Fluggeschwindigkeit

Die Bestimmung der (empirischen) Mittelwerte *RW/s* bzw. *SR/s* (vgl. Kap. 3.2.2) erfolgte nach der Formel

$$\bar{x} = \frac{1}{n}\sum_{i=1}^{n} x_i, \quad \text{wobei } x = (x_1, x_2, \dots, x_n) \text{ eine Stichprobe vom Umfang } n \text{ ist.}$$

Die (empirischen) Standardabweichungen S (S_{RW} bzw. S_{SR}) wurden errechnet mit Hilfe der Formel

$$S^2 = \frac{1}{n-1}\sum_{i=1}^{n}(x_i - \bar{x})^2, \quad \text{wobei } x = (x_1, x_2, \dots, x_n) \text{ eine Stichprobe vom Umfang } n \text{ mit } n \geq 2 \text{ ist.}$$

Im Fall, daß Mittelwerte miteinander zu vergleichen waren, wurde der *t*-Test nach STUDENT angewandt:

Sind $\bar{x}_1$, $\bar{x}_2$ die beiden zu vergleichenden Mittelwerte mit ihren zugehörigen Standardabweichungen S_1, S_2, so berechnet man die Prüfgröße t und die Freiheitsgrade df folgendermaßen:

$$t = \frac{|\bar{x}_1 - \bar{x}_2|}{\sqrt{\frac{S_1^2}{n_1} + \frac{S_2^2}{n_2}}}, \quad df = \frac{n_1 + n_2 - 2}{2}$$

n_1, n_2 sind die jeweiligen Stichprobenumfänge.

Den Wert $F_{df}(t)$ der Verteilungsfunktion bzw. die Irrtumwahrscheinlichkeit $1 - F_{df}(t)$ für die Annahme, daß sich die verglichenen Mittelwerte unterscheiden, errechnet man z.B. bequem durch Anwendung eines Computerprogrammes zur *t*-Verteilung, wie es in BOSCH (1986) zu finden ist.

Sollte ein einzelner Wert, z.B. der *RW/s*-Wert eines balzenden Falters, auf signifikante Abweichung vom Durchschnittswert der unter Normalbedingungen gewonnenen *RW/s*-Werte überprüft werden, so wurden die Konfidenzintervalle (je nach Bedarf einseitige oder zweiseitige) für den Mittelwert μ und die Standardabweichung σ mit Hilfe von Basicprogrammen berechnet, wie sie z.B. BOSCH (1986, Programme KONFMY und KONFSI) zu entnehmen sind.

Lediglich der Anschaulichkeit wegen wurde bei Meßwerten, die erschreckte bzw. balzende Falter lieferten, die Abweichung vom empirischen Mittelwert (nach oben mit "+", nach unten mit "–" gekennzeichnet) als Vielfaches der empirischen Standardabweichung angegeben.

Schließt man die Meßwerte aus, die man bekommt, wenn Falter offensichtlich erschreckt sind oder einen Balzflug durchführen, so kann man vermutlich annähernd von einer Normalverteilung ausgehen, wenn die Daten von ein und derselben Art am selben Ort gewonnen wurden. Diese Folgerung legen Verteilungen der Einzelwerte bei größeren Stichprobenumfängen jedenfalls nahe.

Zur genaueren Klärung dieses Sachverhalts wären Stichproben ausreichend großen Umfangs für eine Vielzahl von Arten nötig, was den Rahmen der vorliegenden Arbeit gesprengt hätte. In Fällen, in denen die Annahme der Normalverteilung zu verwerfen wäre, könnte entweder eine Transformation, die zur Normalverteilung führt, Abhilfe schaffen oder ein parameterfreies Prüfverfahren wie der *U*-Test von MANN und WHITNEY (ZOFEL 1985) angewandt werden. Tendenziell ergäben sich bei Anwendung dieses *U*-Testes keine anderen Schlußfolgerungen als bei Benutzung des *t*-Testes nach STUDENT. Lediglich die Irrtumswahrscheinlichkeit bei entsprechenden Aussagen würde sich etwas erhöhen.

3.5.2. Falterhäufigkeit und Verteilung der Attacken von Freßfeinden

In der Regel wurde ein Binomialtest durchgeführt. Sollte die relative Häufigkeit eines Merkmalträgers in zwei Grundgesamtheiten verglichen werden, so wurde die Grundgesamtheit mit dem größeren Stichprobenumfang als Maß genommen, zu der die Häufigkeit des Merkmalträgers in der anderen Grundgesamtheit in Beziehung gesetzt wurde.

Zum Nachweis, daß ungenießbare Arten in der Regel seltener die Flugrichtung pro Sekunde wechseln als genießbare Arten, kam der exakte Test nach FISHER und YATES zur Anwendung, wie er z.B. in ZOFEL (1985) zu finden ist.

3.6. Gesichtspunkte für die Zusammenstellung der Farbbilder

Stellt man Falter einer Mimikrygruppe zu einer Farbtafel zusammen, so ist vielfach die äußerliche Ähnlichkeit, die bei der Batesschen Mimikry zu fordern ist und in meist etwas schwächerem Grade auch bei der Müllerschen Mimikry auftritt, ohne weiteres darstellbar. Die Merkmale jedoch, die offenbaren, daß die dargestellten Arten verschiedenen Gattungen, ja sogar verschiedenen Familien angehören, sind meist weniger gut zu sehen und eher dem Spezialisten erkenntlich. Aus diesem Grunde wurden vielfach zum Vergleich nahe Verwandte der dargestellten Arten zusammen mit den in den Mimikrykomplex verwickelten abgebildet. Die Art der Trennlinien zwischen den Artnamen und unterschiedliche Farben in den Abbildungslegenden sollen die phylogenetische Kluft zwischen den Arten plastisch veranschaulichen.

Wenn sich zwei Arten mehr im Flug als im präparierten Zustand ähneln, so ist das im Farbbild kaum darstellbar. In diesem Fall ist der beschreibende Text zu konsultieren. Der Einsatz des Mediums Film würde hierbei sicher lohnende Aufschlüsse zeitigen.

4. Ergebnisse und Diskussion der Befunde

4.1. Flugverhalten der Tagfalter

4.1.1. Durchschnittliche Häufigkeit des Flugrichtungswechsels pro Sekunde und Fluggeschwindigkeit

Die Abbildungen 4.1-3 (genaue Zahlenwerte und Stichprobenumfänge siehe Tab. 10.1-3, S. 180-182) zeigen, daß Tagfalter Thailands, Kenias und Südamerikas während des Fluges im Durchschnitt bis über viermal pro Sekunde die Richtung ändern können, daß es aber auch Falter gibt, die das seltener als einmal pro Sekunde tun.

Teilt man die *RW/s*-Skala (x-Achse, durchschnittliche Zahl von Richtungswechseln pro Sekunde) in zwei Bereiche ein, nämlich in die Bereiche I: $RW/s < 1{,}5$ und II: $RW/s \geq 1{,}5$, so finden sich in Thailand, Kenia und auch Südamerika in Bereich I signifikant mehr ungenießbare Falter und deren Nachahmer, in Bereich II hingegen signifikant mehr genießbare Falter ohne ungenießbares Vorbild. Der Test von FISHER und YATES ergibt folgende Irrtumswahrscheinlichkeiten:

Thailand (vgl. Abb. 4.1): $$P = \left[\binom{6}{5} \cdot \binom{18}{0}\right] : \binom{24}{5} \approx 0{,}014\ \%$$

Kenia (vgl. Abb. 4.2): $$P = \left[\binom{12}{11} \cdot \binom{12}{0}\right] : \binom{24}{11} \approx 0{,}00048\ \%$$

Ecuador (vgl. Abb. 4.3): $$P = \left[\binom{12}{12} \cdot \binom{12}{0}\right] : \binom{24}{12} \approx 0{,}00003\ \%$$

In Abb. 4.1 (Thailand) handelt es sich bei den ersten 6 aufgeführten Arten um ungenießbare Vorbilder (*Atrophaneura coon, Pachliopta aristolochiae, Euploea*), einen genießbaren Nachahmer (*Papilio polytes* ♀) und eine Art (*Cethosia penthesilea*), über deren Genießbarkeit mir nichts bekannt ist. Das Weibchen dieser Art sieht *Danaus chrysippus* ähnlich, das Männchen erfährt allenfalls einen Teilschutz durch nur etwas ähnliche, ungenießbare Arten. Es wurde – obwohl genau an der Grenze der Bereiche I und II – Bereich II zugeordnet. Die restlichen 18 Arten sind genießbar.

In Abb. 4.2 (Kenia) handelt es sich bei den ersten 12 genannten Faltern – mit Ausnahme von *P. dardanus* ♂ – um ungenießbare Vorbilder (*Acraea natalica, Acraea satis* ♂, *Amauris niavius, Amauris ochlea, Mylothris agathina* ♀ und ♂, *Mylothris yulei*) bzw. genießbare Nachahmer (*Pseudacraea boisduvali, Hypolimnas deceptor, Papilio dardanus* ♀, *Pseudacraea lucretia*). Die Männchen von *Papilio dardanus* zeichnen sich durch einen

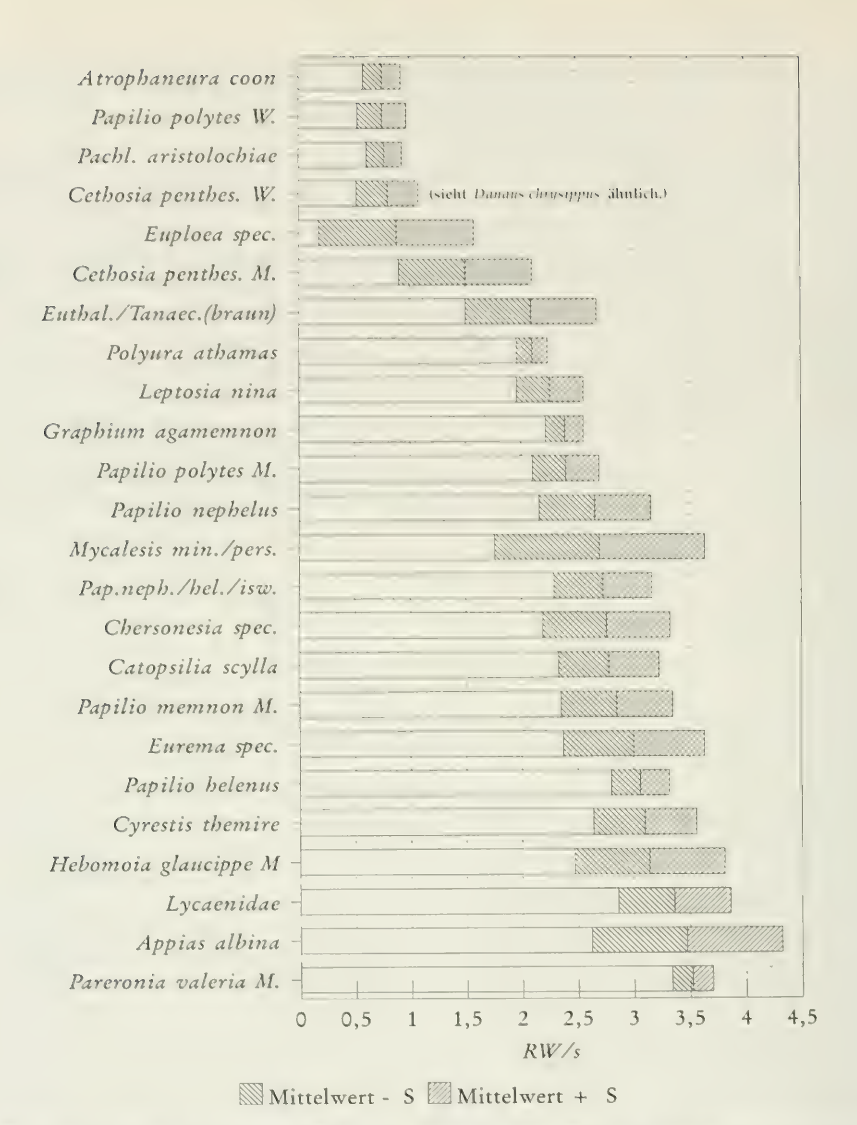


Abb. 4.1. Durchschnittliche Häufigkeit des Flugrichtungswechsels pro Sekunde einiger, soweit feststellbar, nicht erschreckter bzw. balzender Falterarten **Thailands.**
RW/s: Mittelwert der Richtungswechsel pro Sekunde. *S*: zugehörige Standardabweichung.

eigentümlich wackelnden Flug aus, der es Vögeln möglicherweise erschwert, sie trotz des relativ geringen *RW/s*-Wertes zu erbeuten (vgl. auch Kap. 4.4.3.1). Außerdem gibt es Hinweise darauf, daß die Art zumindest von gewissen Vögeln verschmäht wird (LARSEN 1991, S. 110).

Die 12 letztgenannten Arten sind allesamt genießbar und – von *Belenois thysa* einmal abgesehen – nicht mimetisch. Männchen wie Weibchen von *Belenois thysa* sehen zwar den Geschlechtern der ungenießbaren Art *Mylothris agathina* recht ähnlich und gelten seit langer Zeit als Batessche Nachahmer (WICKLER 1968, LARSEN 1991), genießen aber aus verschieden Gründen wohl nur einen Teilschutz durch diese Ähnlichkeit: Der "Nachahmer" kommt in vielen Gebieten viel häufiger vor als das Vorbild, manche Formen von *B. thysa*, vor allem im männlichen Geschlecht, sehen dem Vorbild nicht allzusehr ähnlich und der "Nachahmer" unterscheidet sich im Flug deutlich vom Vorbild, u.a. da sein *RW/s*-Wert signifikant höher ist als der des Vorbildes. Deshalb ist diese Art nicht als überwiegend mimetisch eingestuft worden. Genauere Ausführungen findet man in Kap. 4.6.4.

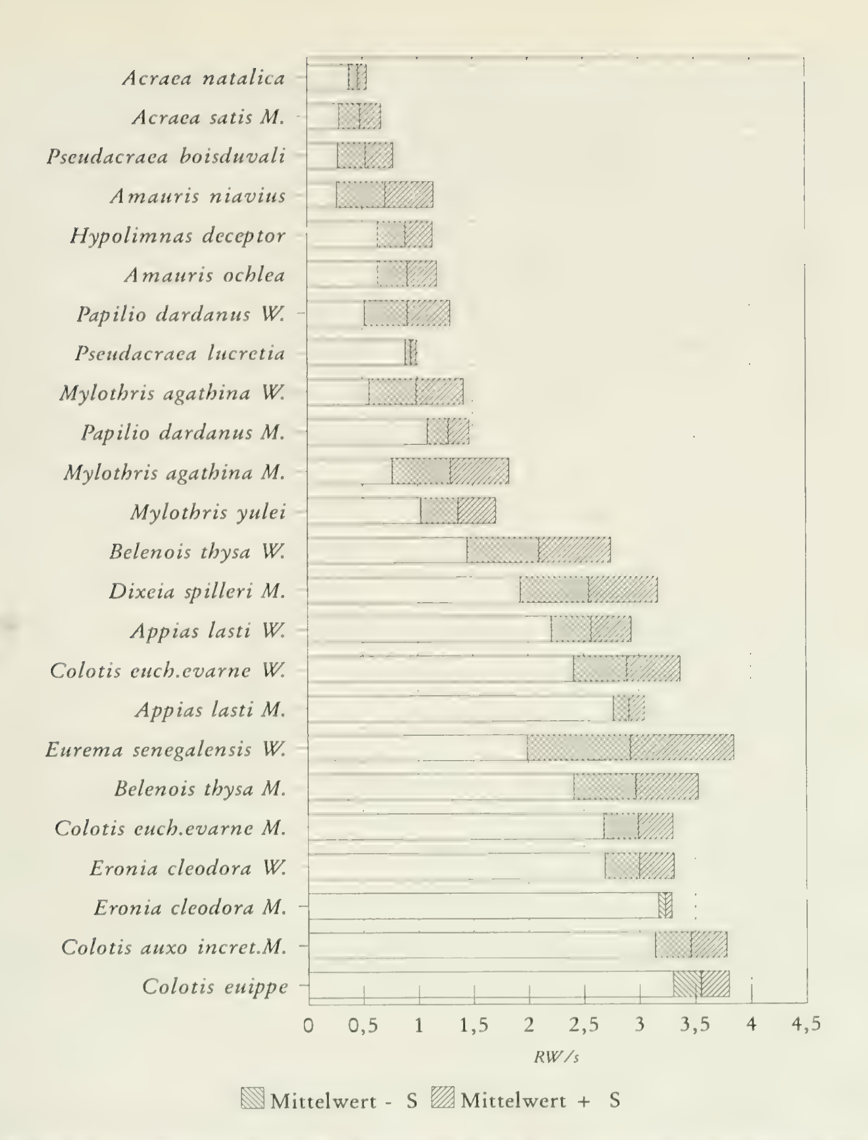


Abb. 4.2. Durchschnittliche Häufigkeit des Flugrichtungswechsels pro Sekunde einiger, soweit feststellbar, nicht erschreckter bzw. balzender Falterarten **Kenias.**
RW/s: Mittelwert der Richtungswechsel pro Sekunde. *S*: zugehörige Standardabweichung.

In Abb. 4.3 (Ecuador) handelt es sich wohl bei den 12 erstgenannten Arten um ungenießbare Vorbilder bzw. genießbare Nachahmer, bei den 12 letztgenannten um genießbare, nichtmimetische Arten. Obwohl gerade in Südamerika von vielen Tagfalterarten nichts Sicheres über die Genießbarkeit gesagt werden kann, wirft die Zuordnung der ausgewählten 24 Arten zu Müllerschen bzw. Batesschen Systemen oder zur Gruppe der nichtmimetischen, genießbaren Arten wenig Probleme auf. Lediglich bei der Art *Leptophobia gonzaga* ist ein gewisser Zweifel an ihrer Genießbarkeit angebracht, da eine verwandte Art (*L. caesia*) möglicherweise ungenießbar ist (YOUNG 1972).

Man kann nicht generell sagen, daß ungenießbare Arten und deren Nachahmer Bereich I, genießbare, nichtmimetische Arten Bereich II zuzuordnen sind. Zum einen ist zu bedenken, daß manche Falterarten sich auf Kreisbahnen bewegen und dabei relativ selten die Flugrichtung ändern, attackiert aber sehr geschickt ausweichen (z.B. viele Nymphaliden, *Arhopala*-Bläulinge). Solche Falter muß man eher Bereich I

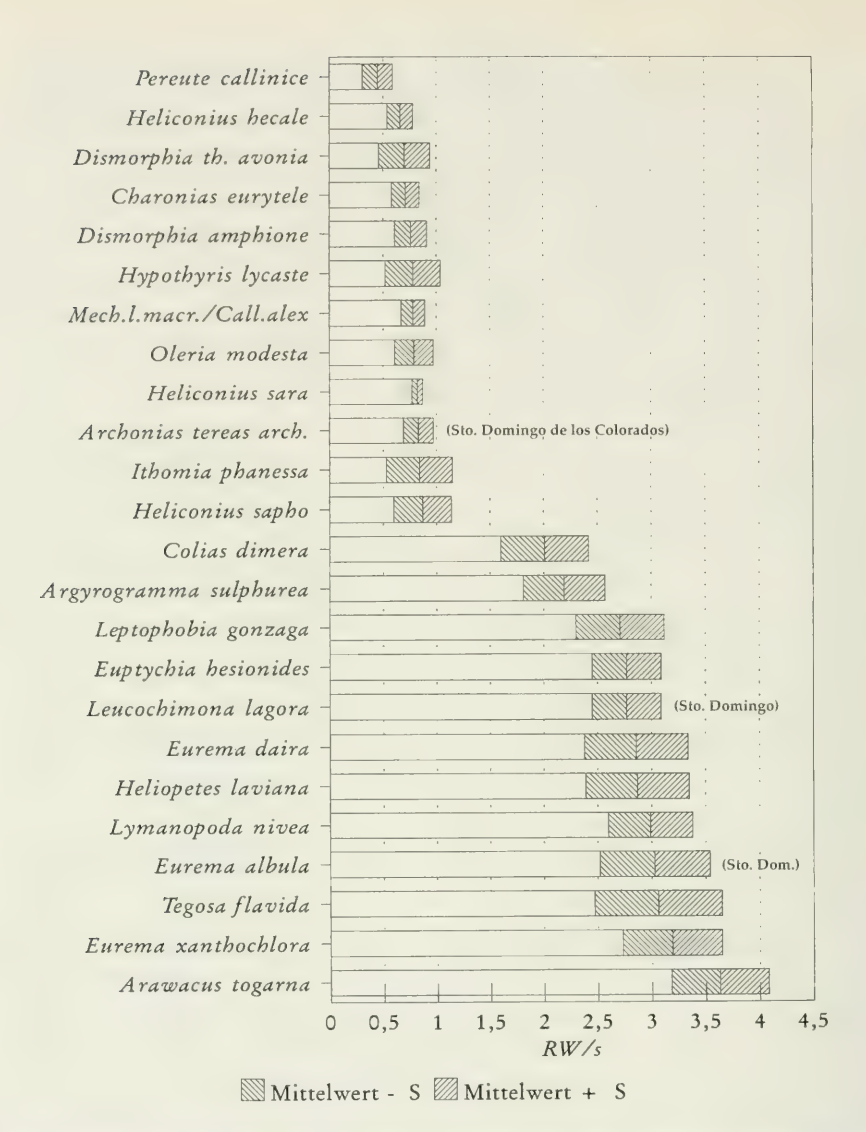


Abb. 4.3. Durchschnittliche Häufigkeit des Flugrichtungswechsels pro Sekunde einiger, soweit feststellbar, nicht erschreckter bzw. balzender Falterarten **Ecuadors.** *RW/s*: Mittelwert der Richtungswechsel pro Sekunde. *S*: zugehörige Standardabweichung.

zurechnen. Von diesen Faltern fehlen *RW/s*-Werte in den Abbildungen, weil sie sich wenig zur Ermittlung entsprechender Meßdaten eignen. Da sie selten lange Strecken fliegen, meistens von einer entsprechenden Warte aus (z.B. einem Blatt) starten und bald darauf zu ihr oder einer benachbarten Warte zurückkehren, kann man in der Regel nur ganz kurze Zeit, d.h. nur einige Sekunden, die Richtungswechsel zählen. Bedenkt man noch, daß der Start – weil selten vorhersehbar – und die Landung mit speziellem Flugverhalten außer acht gelassen werden, so bleiben nur wenig brauchbare Werte, schon weil sich bei entsprechend kurzen Zählzeiten auch die Meßungenauigkeit erhöht.

Zum anderen ist der Begriff `ungenießbar` niemals absolut zu verstehen (vgl. Kap. 1.6). Es ist also nicht auszuschließen, daß es für eine relativ ungenießbare Art außerdem von Vorteil ist, durch häufigen Wechsel der Flugrichtung die Fangchancen von Freßfeinden zu verringern. Die Gattung *Catasticta* könnte dafür Beispiele liefern. Die Falter dieser Art fliegen mitunter sehr schnell mit häufigem Flugrichtungswechsel.

Die Futterpflanzen der Raupen sind anscheinend unter den Loranthaceae zu suchen, ihre nahen asiatischen Verwandten der Gattung *Delias* gelten als ungenießbar.

Eine Klärung dieses Sachverhaltes kann nur weitere Forschung bringen.

Ganz allgemein mag gelten, daß Weibchen langsamer und richtungswechselärmer fliegen als Männchen, wenn es sich um Arten handelt, die Bereich II zuzuordnen sind (vgl. Abb. 4.2 bzw. Tab. 10.2, S. 181).

4.1.2. Änderungen des Flugverhaltens bei äußeren Einwirkungen (Störungen) und bei der Balz

Generell läßt sich erkennen (vgl. Tab. 4.1-3), daß Erschrecken nur bei manchen Faltern zu einer sehr signifikanten Steigerung der *RW/s*-Rate führt, und zwar in erster Linie bei Arten, die dem Bereich I zuzuordnen sind (vgl. Kap. 4.1.1), unter diesen wiederum vor allem die Nachahmer. Bei ungenießbaren Vorbildern, die dem Bereich I zuzuordnen sind, sind vielfach keine signifikanten Reaktionen auf Störungen zu registrieren, was vermutlich auch bei genießbaren, nichtmimetischen Faltern des Bereiches II der Fall sein kann. Es lassen sich folgende Fälle unterscheiden:

1. Fall: Genießbare, nichtmimetische Falter, die den *RW/s*-Wert bei Störungen nicht besonders erhöhten:
   Tab. 4.1: *Cethosia penthesilea* ♂ (oder zu 4. Fall), *Papilio polytes* ♂, *Papilio memnon* ♂, *Eurema* spec., *Jamides* spec., *Miletus* spec.
   Tab. 4.2: *Colotis eucharis evarne* ♀, *Belenois thysa* ♂,
   Tab. 4.3: *Colias dimera, Eurema albula*

2. Fall: Genießbare, nichtmimetische Falter, die signifikant bzw. sehr signifikant auf die Störungen reagierten:
   Tab. 4.3: *Eurema daira, Heliopetes chimbo, Lymanopoda nivea*

3. Fall: Genießbare, mimetische Falter, die auf Störungen zwar nicht immer signifikant reagierten, stark erschreckt allerdings stets sehr signifikant reagierten:
   Tab. 4.2: *Hypolimnas deceptor*
   Tab. 4.3: *Dismorphia amphione, Dismorphia theucharila avonia* f. *pallida*

4. Fall: Ungenießbare Falter, die auf Störungen nicht immer, seltener oder gar nicht (?) signifikant reagierten:
   Tab. 4.1: *Atrophaneura coon* ♀, *Pachliopta aristolochiae* ♂, *Euploea* spec.
   Tab. 4.2: *Mylothris agathina* ♂ und ♀
   Tab. 4.3: *Archonias tereas archidona* f. *regillus, Charonias eurytele, Hypothyris lycaste antonia, Ithomia hyala, Ithomia phanessa, Mechanitis polymnia chimborazona, Pereute callinice*

Diese grobe Klassifizierung ließe sich bei entsprechend umfangreichem Zahlenmaterial verfeinern und noch von einigen Unsicherheiten bereinigen:

Genießbare Arten, die dem Bereich II zuzuordnen sind, erhöhen wahrscheinlich ihren *RW/s*-Wert zumindest geringfügig, wenn sie erschreckt werden, ohne sie allzusehr zu beschädigen oder zu lange in einem Netz festzuhalten. So ergibt sich für *Eurema albula* (Sto. Domingo de los Colorados) nach Tabelle 4.3 für den Mittelwert $\bar{x}_1 \approx 3{,}41$, für die Standardabweichung $S_1 \approx 0{,}38$ und den Stichprobenumfang $n_1 = 10$. Vergleicht man diesen Mittelwert der erschreckten Falter mit dem unerschreckt fliegender (vgl. Tab. 10.3, S. 182, $\bar{x}_2 \approx 3{,}03$, $S_2 \approx 0{,}51$, $n_2 = 15$), so ergibt sich gemäß dem *t*-Test nach STUDENT ein signifikanter Unterschied: $df = 11{,}5$, $t \approx 2{,}12$, $1 - F_{df}(t) \approx 3{,}1$ %.

Zum Nachweis der Signifikanz eines geringen Unterschiedes braucht man große Stichprobenumfänge, die für andere vergleichbare Mittelwerte möglicherweise nicht vorliegen.

Archonias tereas archidona f. *regillus*, *Charonias eurytele* und *Pereute callinice* (alle drei Arten sind Pieriden) erinnern sehr an ungenießbare Arten: Sie sind kaum bzw. nicht leicht zu erschrecken, fliegen wie aposematische Arten langsam und ohne häufige Flugrichtungswechsel, die erst- und letztgenannte Art tritt oft gerade dort zahlreicher auf, wo keine Vorbilder in vergleichbar großer Zahl zu beobachten sind usw. Trotzdem scheint *Archonias tereas* genießbar zu sein, zumindest in Costa Rica (BROWER 1984). Die ersten beiden Arten sehen ungenießbaren, zusammen mit ihnen fliegenden Arten ähnlich. *Pereute callinice* allerdings ist kaum mit anderen Arten, die nicht der Gattung *Pereute* angehören, zu verwechseln.

Auch ist es fraglich, ob die Arten *Cethosia penthesilea*, *Dismorphia amphione* und *Dismorphia theucharila avonia* tatsächlich genießbar sind.

Reagiert eine Art auf Störungen nicht bemerkenswert (z.B. *Charonias eurytele*), so weiß man nicht, ob sie selten oder nie signifikant reagiert, was man z.B. bei der Art *Hypothyris lycaste antonia* sehr wohl sagen kann, die wenigstens einmal zu einem völlig anderen Flugverhalten überging (vgl. Tab. 4.3). Einige ungenießbare Arten (z.B. *Charonias eurytele*, *Euploea*arten, *Parantica aspasia*) flogen nach einer kräftigen Störung relativ richtungswechselarm weiter, allerdings schräg nach oben in den freien Luftraum.

Mehrere Falter der Art *Dismorphia amphione* hingegen flüchteten sich, stärker beunruhigt, jeweils unmittelbar ins dichte Unterholz.

Die Männchen einiger Arten allerdings, die auf Störungen nicht signifikant reagierten, zeigten beim Balzflug sehr signifikante Abweichungen bzgl. der *RW/s*-Werte (*Atrophaneura coon* ♂, *Pachliopta aristolochiae* ♂, *Archonias tereas archidona* f. *regillus*, *Pereute callinice* ♂). Diese Falter können also sehr wohl

Tab. 4.1-2. Häufigkeit der Richtungswechsel und Fluggeschwindigkeit einiger, erschreckter (e) bzw. balzender (b) **thailändischer (Tab. 4.1)** und **kenianischer (Tab. 4.2)** Falter mit Angabe der Abweichung von den Mittelwerten der Tabellen 10.1 bzw. 10.2 (S. 180-181), ausgedrückt als Vielfaches (x) der empirischen Standardabweichung *S* (+/-x*S*). *RW/s*: Richtungswechsel pro Sekunde. *SR/s*: Fluggeschwindigkeit in Schritten (ca. 0,7 m) pro Sekunde. b/e, Konfb.: s. Legende zu Tab. 4.3.

Tab. 4.1

Art	b/e	*RW/s*	+/–x*S*	Konfb. (*P*=99%)	*SR/s*	+/–x*S*
Atrophaneura coon ♂	b	1,94	+7,0*S*	$\mu \leq 0,90$	2,39	+3,0*S*
Atrophaneura coon ♀	e	1,00	+1,5*S*	$\sigma \leq 0,36$	2,67	+3,8*S*
Pachliopta aristolochiae ♂	b	2,33	+9,8*S*	$\mu \leq 0,88$ $\sigma \leq 0,28$		
Euploea spec.	e	2,40	+2,2*S*		2,20	+0.9*S*
	e	1,86	+1,4*S*		3,14	+1,9*S*
Cethosia penthesilea ♂ (nach erfolgloser Vogelattacke)	e	1,90	+0,7*S*		3,74	+2,0*S*
Papilio polytes ♂	e	3,33	+3,1*S*		3,50	+0,2*S*
	e	2,60	+0,7*S*			
Papilio memnon ♂	e	2,86	0,0*S*		4,71	–0,7*S*
Eurema sari ♀	e	3,60	+1,0*S*		2,15	+0,9*S*
Eurema spec.	e	3,30	+0,5*S*		3,10	+2,1*S*
Eurema spec.	e	3,25	+0,4*S*		1,75	+0,4*S*
Eurema spec. ♀	e	2,50	–0,8*S*		1,88	+0,6*S*
Eurema hecabe ♀	e	1,50	–2,4*S*		0,75	–0,9*S*
Jamides spec. (Lycaenidae)	e	3,33	–0,1*S*		2,00	+0,3*S*
Miletus spec. (Lycaenidae)	e	2,73	–1,3*S*		0,77	–0,9*S*

Tab. 4.2

Art	b/e	*RW/s*	+/–x*S*	Konfb. (*P*=99%)	*SR/s*	+/–x*S*
Hypolimnas deceptor	e	3,02	+8,5*S*	$\mu \leq 1,31$ $\sigma \leq 1,00$		
Mylothris agathina ♂	e	2,00	+1,3*S*		2,64	+1,2*S*
Mylothris agathina ♀	e	1,73	+1,7*S*			
Mylothris agathina ♀	e	1,67	+1,6*S*		2,62	+1,8*S*
Mylothris agathina ♀	e	0,94	–0,1*S*		3,06	+2,6*S*
Colotis eucharis evarne ♀	e	3,13	+0,5*S*			
Colotis eucharis evarne ♀	e	2,88	0,0*S*			
Belenois thysa ♂	e	3,33	+0,6*S*			
Belenois thysa ♂	e	3,21	+0,4*S*			

Tab. 4.3. Häufigkeit der Richtungswechsel einiger erschreckter (e) bzw. balzender (b) ecuadorianischer Falter mit Angabe der Abweichung vom Mittelwert der Tabelle 10.3. Erklärung von *RW/s* und +/-x*S* s. Tab. 4.1-2. e/b/h: erschreckt/balzend/hüpfende Flugweise (d.h. auch Richtungsänderungen in der Vertikalen, die zu einem ondulierenden Flug führen, vgl. Text). Konfb.: Bereich für den Erwartungswert μ und die Standardabweichung σ auf dem Konfidenzniveau *P* (95 % bzw. 99 %)

Art	e/b/h	*RW/s*	+/−x*S*	Konfb. (*P*=95%)	Konfb. (*P*=99%)
Archonias tereas archidona f. *regillus* ♂	b	2,27	+10,3*S*		$\mu \leq 0{,}95$
					$\sigma \leq 0{,}29$
Charonias eurytele	e	0,81	+0,8*S*		
	e	0,54	−1,3*S*		
Colias dimera	e	1,93	−0,2*S*		
Dismorphia amphione	e	0,50	−1,7*S*		
Dismorphia theucharila f. *pallida*	e	0,86	−0,4*S*		
Dismorphia theucharila f. *pallida* ♂	e	3,55	+13,8*S*		$\mu \leq 1{,}09$
Dismorphia theucharila f. *pallida* ♂	h	2,06	+5,9*S*		$\sigma \leq 0{,}38$
Eurema albula	e	3,87	+1,6*S*		
(Santo Domingo de los Colorados)	e	3,68	+1,3*S*		
	e	3,62	+1,2*S*		
	e	3,57	+1,1*S*		
	e	3,56	+1,0*S*		
	e	3,54	+1,0*S*		
	e	3,53	+1,0*S*		
	e	3,17	+0,3*S*		
	e	2,90	−0,3*S*		
	e	2,65	−0,7*S*		
Eurema daira	e	4,32	+3,0*S*		$\mu \leq 3{,}24$
(Malacatos, Provinz Loja)	e	4,29	+3,0*S*		$\sigma \leq 0{,}92$
Heliopetes chimbo	e	3,38	+4,0*S*		$\mu \leq 2{,}53$
(Santo Domingo de los Colorados)	e	3,13	+3,1*S*		
	e	3,06	+2,9*S*		$\sigma \leq 0{,}70$
	e	2,80	+2,0*S*		
	e	0,95	−4,4*S*		$\mu \geq 1{,}91$
Hypothyris lycaste antonia	e	0,53	−1,0*S*		
	e	0,56	−0,8*S*		
	e	0,67	−0,4*S*		$\mu \leq 0{,}90$
	e	2,00	+4,7*S*		$\sigma \leq 0{,}38$
Ithomia hyala	h	1,87	+3,2*S*	$\mu \leq 1{,}29$	
				$\sigma \leq 0{,}53$	
Ithomia phanessa	e	2,93	+6,7*S*		$\mu \leq 1{,}08$
	h	2,03	+3,8*S*		$\sigma \leq 0{,}59$
	h	1,40	+1,8*S*		
Lymanopoda nivea	e	3,81	+2,1*S*	$\mu \leq 3{,}15$	$\mu \leq 3{,}23$
				$\sigma \leq 0{,}55$	$\sigma \leq 0{,}64$
Mechanitis polymnia chimborazona	h	2,32	+12,4*S*	$\mu \leq 1{,}03$	
(Santo Domingo de los Colorados)	h	1,53	+5,8*S*	$\sigma \leq 0{,}60$	
	h	1,32	+4,1*S*		
Pereute callinice	b	0,71	+2,6*S*	$\mu \leq 0{,}53$	$\mu \leq 0{,}56$
				$\sigma \leq 0{,}15$	$\sigma \leq 0{,}19$

ähnlich wie andere Falter genießbarer Arten ihr Flugverhalten ändern, sind aber durch Erschrecken nicht leicht bzw. gar nicht dazu zu bewegen.

Manche Arten, die attackiert den *RW/s*-Wert kaum erhöhen, scheinen zumindest die Fluggeschwindigkeit deutlich zu erhöhen (z.B. *Atrophaneura coon* ♀, *Mylothris agathina* ♀).

Bleibt zu erwähnen, daß – nur in Südamerika beobachtet – viele ungenießbare Arten der Ithomiinae und Heliconiinae (*Ithomia hyala, Ithomia phanessa, Mechanitis polymnia chimborazona, Mechanitis polymnia dorissides, Miraleria cymothoe, Greta andromica, Heliconius charitonia charitonia*), aber auch genießbare Nachahmer der Familien Pieridae und Nymphalidae (*Dismorphia theucharila avonia* f. *pallida, Consul fabius*) registriert werden konnten, die attackiert in 'hüpfender' Flugweise (vgl. Kap. 3.2.2) das Weite suchen. Viele Ithomiinen sind relativ leicht zu dieser charakteristischen Fluchtweise zu veranlassen.

4.1.3. Besondere Anpassungen an die Bedrohung durch Freßfeinde (Feindvermeidungsverhalten der Falter)

Sitzende Falter sind in der Regel gut getarnt und nicht sonderlich gefährdet, wenn sie sich an einer Stelle niedergelassen haben, in deren nächster Nähe sich kein potentieller Freßfeind befindet.

Meisterhafte Tarnungen wie beim Blattfalter *Kallima*, der mit zusammengeklappten Flügeln an einem Ast sitzend einem toten Blatt täuschend ähnlich sieht, sind wohlbekannt. Solange ein Falter unbeweglich irgendwo sitzt, ist die Wahrscheinlichkeit groß, daß ein Freßfeind ihn nicht von dem gegebenen Hintergrund unterscheiden kann.

Sobald er jedoch auffliegt, kann er von Freßfeinden bemerkt werden. Um das Risiko zu vermindern, während des Fluges gefangen zu werden, wenden die genießbaren Falter unterschiedliche Techniken an.

Selbst Mimese tritt bei gewissen Faltern sogar dann noch auf, wenn sie den freien Luftraum durchqueren. So wurden einige Nachtfalter im Khao Phra Thaew-Park (Phuket, Thailand) und ein schwarzweißes Weibchen der Art *Curetis bulis* bzw. *Curetis dentata* (Lycaenidae) im Norden Thailands (Chiang Mai, Doi Suthep) dabei beobachtet, wie sie sich wie ein totes Blatt mit zusammengeklappten Flügeln heruntersegeln ließen und dann auf einem Blatt eines niederen Strauches oder Grases liegenblieben, ohne sich zu bewegen. Die Männchen dieser Lycaenidenarten sind schwarz und rot gefärbt, bei den Weibchen ist das Rot durch Hellgrau ersetzt, was ihnen das Aussehen eines abgestorbenen Blattes gibt. Diese Methode der Fortbewegung ist natürlich nur in beschränktem Maße anwendbar, da hierbei die Richtung durch die Schwerkraft festgelegt wird. Da allerdings Vögel auf der Nahrungssuche vielfach tote Blätter von Zweigen lösen, die dann ähnlich nach unten trudeln, verleiht dieses Verhalten im Falle der Gefahr den entsprechenden Faltern wohl einen guten Schutz.

Im Fluge können sich die Falter unterschiedlich gut schützen. Manche Falter fliegen nur ganz dicht über dem Erdboden, zwischen den Kräutern und meist nur kurze Wegstrecken (z.B. Satyrinen der Gattungen *Melanitis* oder *Ypthima*). Ähnlich verhalten sich viele *Colotis*- und *Eurema*arten (z.B. *Colotis euippe*). Diese allerdings fliegen rastlos oft über weite Strecken im Zickzackflug mit sehr häufigen Richtungswechseln (vgl. Abb. 4.1-3) dicht über dem Erdboden, immer wieder in Mulden der Vegetations- bzw. Erdoberfläche eintauchend. Da Vögel – ohne sich der Gefahr einer Verletzung auszusetzen – nur kurzzeitig der Vegetations- bzw. Erdoberfläche sehr nahe kommen können, wo der Falter dauernd fliegt, sind diese Falter während des Fluges durch Vögel so gut wie nicht gefährdet. Das liegt auch daran, daß sie während des Fluges sehr häufig die Flugrichtung geringfügig ändern.

Andere Falter – wie z.B. zur Art *Graphium agamemnon* gehörige – fliegen in größerer Höhe, aber ähnlich dicht im Laubwerk mit sehr häufigen Richtungswechseln. Auf Grund der durchscheinenden grünen Flecken der Flügel kann man Vertreter der genannten Art fliegend zwischen den Blättern kaum mit dem Auge verfolgen.

Viele Nymphaliden, wie z.B. die Arten der Gattungen *Euthalia* und *Tanaecia*, sitzen oft an überreifen Früchten oder auf Blättern (dort vor allem die Männchen), von wo aus sie von Zeit zu Zeit zu einem kleinen Ausflug starten, der sie nicht selten auf einer kreisförmigen Flugbahn zum Ausgangspunkt zurückführt. Ihr Flug ist ausgesprochen geradlinig, so daß man glauben möchte, ein Vogel hätte mit ihnen leichtes Spiel. Das Gegenteil ist der Fall: Attackiert weichen diese Falter in einer blitzschnellen Reaktion seitlich aus.

Größter Gefahr ausgesetzt sind Falter beim Landen, wenn ein Freßfeind in der Nähe lauert.

Andere Falter, z.B. viele *Papilio*arten, aber auch viele Pieridae (z.B. Abb. 8.14), fliegen im freien Luftraum so schnell mit so häufigen Richtungswechseln, daß sie nicht leicht durch Vögel gefangen werden können.

Und schließlich gibt es noch die ungenießbaren Falter, die sich bevorzugt im freien Luftraum aufhalten, meist langsam fliegen und selten die Flugrichtung ändern, zusammen mit ihren Nachahmern, die sich in der Regel ähnlich verhalten (vgl. Abb. 4.1-3).

4.1.4. Diskussion

Bei einem abrupten Richtungswechsel muß ein Falter abbremsen und wieder beschleunigen. Die meisten genießbaren Falter können schneller beschleunigen als die in dieser Hinsicht leistungsfähigsten Vögel (MARDEN 1992).

Häufige Richtungswechsel während des Fluges reduzieren höchstwahrscheinlich das Risiko, von einem Freßfeind während des Fluges gefangen und getötet zu werden. Es ist deshalb zu erwarten, daß viele genießbare Falter dem Bereich II (vgl. S. 25) zuzuordnen sind, da ja diese Falter sonst von Freßfeinden allzu sehr dezimiert würden.

Anders stellt sich die Situation dar, wenn ein genießbarer Falter einem ungenießbaren Falter ähnlich sieht. Ändert er deutlich häufiger die Richtung während des Fluges als sein Vorbild, so wird er vom Vorbild unterscheidbar, und zwar zum einen eben deshalb und zum anderen weil er dem Freßfeind ein anderes Farbenspiel liefert als das langsam fliegende Vorbild. Die genießbaren Nachahmer müssen also auf den Schutz durch schnelleres Fliegen mit häufigeren Richtungswechseln verzichten, wenn sie den mimetischen Schutz gewinnen wollen.

Das heißt also, daß Batessche Nachahmer dem Bereich I angehören müssen, wenn auch ihre ungenießbaren Vorbilder diesem Bereich zuzuordnen sind. Diese Situation ist wohl die häufigste, obwohl es Ausnahmen davon geben mag (vgl. Kap. 4.1.1, Bemerkung zur Gattung *Catasticta*, und Kap. 4.4.2.2, Situation der Art *Heliconius clysonymus hygiana* bei Piñas).

BROWER (1984) wundert sich, daß Raupen seltener Mimikry zeigen als Falterimagines (CLARKE & SHEPPARD 1960, 1972, SBORDONI et al. 1979). Eine Erklärung mag sein, daß Raupen nicht fliegen können. So hat ein Freßfeind die Möglichkeit, sie in Ruhe zu testen. Wegen der Bindung an gewisse (bei verschiedenen Arten oft unterschiedliche) Futterpflanzen bestünde so die Möglichkeit für Freßfeinde, Vorbilder und Nachahmer unterscheiden zu lernen und die Nachahmer stark zu dezimieren. Es erginge dann den Nachahmern wohl ähnlich wie den überwinternden *Danaus plexippus*faltern in Mexiko (BROWER 1988b), die – in großer Zahl versammelt – bestimmten Vögeln zum Opfer fallen, vor allem die weniger giftigen bzw. die Körperteile, die weniger Gift enthalten. In diesem Zusammenhang sei erwähnt, daß nicht wenige auf der Oberseite aposematisch gefärbte Arten kryptische Unterseiten haben (z.B. *Dismorphia amphione*). Eine Warntracht (im Beispiel vermutlich eine "falsche") entwickelt sich eben eher, wenn das Entwicklungsstadium ohnehin schon auffällt (i.e. beispielsweise der umherfliegende Falter). So sind z.B. die Raupen wie auch die Imagines der Gattung *Zygaena* giftig, doch nur die Imagines zeigen eine Warntracht, während die Raupen kryptisch gefärbt sind (SBORDONI et al. 1979).

Wie reagieren Falter jedoch, wenn sie erschreckt werden?

Die Tabellen 4.1-3 zeigen, daß manche Falter die Zahl der Richtungswechsel höchst signifikant erhöhen, andere nur wenig, oder sie sogar reduzieren.

Es wird hier folgende These aufgestellt:

Viele ungenießbare Falter neigen dazu, nach Attacken im wesentlichen genauso weiterzufliegen wie vorher oder sie erhöhen den *RW*/s-Wert etwas. Für die Mehrzahl der genießbaren nichtmimetischen Falter gilt Vergleichbares, wenn man davon absieht, daß sie in der Regel Bereich II angehören.

Die These steht im Einklang mit den Befunden, sie kann folgendermaßen plausibel gemacht werden: Ungenießbare Falter, die langsam und flugrichtungswechselarm fliegen, stellen ihre Warntracht zur Schau, was sich gruppenselektorisch bewährt hat. Es ist wohl ebenfalls von Vorteil, wenn sich ein attackierter ungenießbarer Falter dem Freßfeind, der ja "erzogen" werden soll, nicht durch Flucht entzieht. Außerdem wird so ein weiteres Kennzeichen für den Freßfeind geschaffen: Falter, die attackiert nicht fliehen, sind ungenießbar. Für Nachahmer ist es vermutlich wenig vorteilhaft, auch dieses Verhalten zu kopieren.

Der Befund von CHAI (1986), die von ihm auch im Freiland beobachtete Vogelart *Galbula ruficauda* neige dazu, schnell fliegende und kryptische Falter zu jagen, nicht aber langsam fliegende, auffällig gefärbte, scheint diese Überlegungen zu bestätigen.

Genießbare, nichtmimetische Falter können Ihren *RW/s*-Wert bzw. ihre Fluggeschwindigkeit nurmehr geringfügig steigern, da sie im Fluge wohl ständig schon an ihre Leistungsgrenze herangehen (vgl. z.B. in den Tabellen 4.1-3 die *RW/s*-Werte der thailändischen Lycaenidae und *Eurema*arten, der afrikanischen Art *Colotis eucharis evarne* und der Art *Eurema albula* aus Sto. Domingo in Ecuador). Was *Eurema-*, *Colotis-* und *Leptosia*arten anlangt, kann man wohl davon ausgehen, daß sie sich mit ihren dünnen Körpern nur bei Sonnenschein und höheren Temperaturen in der ihnen typischen Weise (Zickzackflug) fortbewegen können. Für die Vögel lohnt es sich dann wohl nicht zu versuchen, diese schmackhaften Falter im Flug zu fangen (BROWER 1984). Eine Ausnahme, was das Flugverhalten betrifft, stellt die genießbare Art *Colias blameyi* Nordargentiniens dar, die sich im Flugverhalten dem geradlinigen Flug einer wohl ebenfalls genießbaren, im selben Gebiet lebenden Heuschrecke annähert, erschreckt aber höchst signifikant ihren *RW/s*-Wert steigert (vgl. Kap. 4.6.2.5).

Zu vergleichbaren Ergebnissen kam CHAI (1990), der feststellte, daß eine höchst signifikante Korrelation zwischen Ungenießbarkeit und langsamer Flugweise einerseits und dünnem, langem Hinterleib andererseits bei den tagfliegenden Faltern Costa Ricas besteht. Entsprechend fand er auch, daß Schmetterlinge mit kürzerem, dickerem Körper eher genießbar sind und schneller fliegen. *Urania fulgens* scheint ein Beispiel dafür zu liefern, daß auch ungenießbare, aposematisch gefärbte Arten eine richtungswechselreichere, schnellere Flugweise zeigen können (MARDEN 1992), vor allem wahrscheinlich, wenn sie keinem Müllerschen Mimikryring angehören, nicht extrem giftig oder relativ selten sind.

Batessche Nachahmer erhöhen erschreckt mitunter den *RW/s*-Wert höchst signifikant (vgl. *Dismorphia theucharila avonia* f. *pallida*, Tab. 4.3). Oft bekommt man allerdings keine verwendbaren Meßdaten. Man kann nur feststellen, daß der Nachahmer so schnell wie möglich im dichten Gestrüpp untertaucht.

Interessant ist auch, daß ungenießbare, aposematische Arten in der Regel zwar erschreckt den *RW/s*-Wert nicht nennenswert erhöhen, unter bestimmten Umständen (wiederholtes starkes Erschrecken, z.B. bei *Hypothyris lycaste antonia*, vgl. Tab. 4.3, in der Regel aber bei der Balz) zeigen, daß sie sehr wohl in der Lage sind, einen Flug mit häufigeren Richtungswechseln durchzuführen.

Eine Spezialität ist der hüpfende Flug erschreckter Ithomiinen und deren Nachahmer. Die Tatsache, daß Ithomiinae nicht in hohem Maße ungenießbar sind (s. Kap. 1.6), mag der Grund dafür sein, daß gewisse Arten attackiert in dieser Weise fliehen. Zum rasanten Flug mit häufigen Richtungswechseln wohl nicht fähig, mögen sie so zum einen die Chancen eines Vogels, den Falter während des Fluges zu fangen, vermindern. Es kann aber auch ein zusätzliches Erkennungszeichen der zwar nicht besonders giftigen, aber doch weniger begehrten Falter sein.

4.2. Selektionsdruck auf die Tagfalter

4.2.1. Häufigkeit der Attacken gegen schmackhafte und ungenießbare Falter

Wie man Tabelle 4.4 entnehmen kann, waren die beobachteten Attacken im Khao Phra Thaew-Park in der Mehrzahl nicht erfolgreich. Nimmt man an, Vögel attackierten undifferenziert alle Falter, die ihnen zu Gesicht kommen, müßte aufgrund der Ergebnisse von Tabelle 4.5 erwartet werden, daß ca. $\frac{1404}{4944} \approx 28\%$ der Attacken im Beobachtungszeitraum auf ungenießbare Falter, ca. $\frac{3540}{4944} \approx 72\%$ auf genießbare hätten entfallen müssen. Da von insgesamt 49 beobachteten Attacken nur 3 gegen ungenießbare Falter erfolgten, errechnet sich als Wahrscheinlichkeit für dieses Ereignis

$$P(49,\leq 3) = \sum_{i}^{3} \binom{49}{i} 0{,}28^{i}\ 0{,}72^{49-i} < 0{,}02\ \%.$$

Also kann mit großer Sicherheit festgestellt werden, daß im natürlichen Ökosystem des Khao Phra Thaew die Vögel im Beobachtungszeitraum ungenießbare Arten (*Euploea mulciber, Pachliopta aristolochiae, Atrophaneura coon* usw.) zwar attackierten, aber höchst signifikant seltener als genießbare Arten.

Da Falter, von denen über die Genießbarkeit noch nichts Sicheres bekannt ist, den genießbaren Faltern zugeordnet wurden, dürfte der tatsächliche Wert für die oben angegebene Wahrscheinlichkeit eher noch kleiner ausfallen. Nachdem die ungenießbaren Arten fast ausschließlich – zumindest im Khao Phra Thaew – langsam und flugrichtungswechselarm fliegen, muß angenommen werden, daß Vögel sie leicht fangen können. Die Freßfeinde sollen ja lernen, daß sich ein Fang solcher Falter nicht lohnt, da sie schlecht schmecken, weshalb allerdings auch ein gewisser Ausfall bei den Vorbildern zu fordern ist.

Folgende ungenießbare Arten wurden im Freiland attackiert:

Thailand: *Atrophaneura coon* (4),
Pachliopta aristolochiae (1),
Euploea mulciber (1)

Kenia: *Acraea rabbaiae* (1),
Mylothris agathina ♀ (1),

Ecuador: *Danaus plexippus* (1),
Dione glycera (1),
Heliconius erato cyrbia (Sto.Domingo) (1),
Hypoleria chrysodonia (1),
Ithomia derasa (1),
Mechanitis polymnia chimborazona (1),
Eucyane simulata (tagaktive Art der Fam. der Arctiidae) (1)

4.2.2. Wie Freßfeinde Falter jagen (Jagdmethoden der Freßfeinde)

Während z.B. Netzspinnen keinen selektiven Falterfang betreiben, können Reptilien und Vögel durchaus selektiv reagieren. Reptilien, wie Eidechsen, sind mehr darauf angewiesen, daß ein Falter zufällig in ihrer Nähe landet. Nur einmal konnte beobachtet werden, wie eine kleine blattbewohnende Echse sich auf einen Falter fallen ließ, der sich auf einem Blatt vertikal unter ihr niedergelassen hatte. Doch in diesem Fall ist die Flugbahn durch die Schwerkraft festgelegt und nicht sonderlich vom Freßfeind bestimmbar.

Tab. 4.4. Im Freiland registrierte Attacken auf Falter durch Freßfeinde (Th = Thailand (Khao Phra Thaew), Ke = Kenia, Ec = Ecuador).
"erschlossen/erfolgreich" bedeutet: Der tote Falter, der z.B. eindeutig Spuren eines Vogelschnabels aufwies, oder nur Teile des Falters (z.B. die Flügel – vor allem bei schmackhaften Arten – oder Flügel und Brust ohne Kopf und Hinterleib) wurden gefunden (vgl. Abb. 8.11, 1.Reihe, rechts, und Abb. 8.12).
"erschlossen/ohne Erfolg" bedeutet: Ein lebender Falter wurde gefangen oder beobachtet, der eine Attacke eines Freßfeindes überlebt hatte (vgl. Abb. 8.11 und 8.13).

	Zahl der Attacken auf											
	schmackhafte Arten						ungenießbare Arten					
	beobachtet			erschlossen			beobachtet			erschlossen		
	Th	Ke	Ec	Th	Ke	Ec	Th	Ke	Ec	Th	Ke	Ec
erfolgreich	4	2	2	1	–	8	1	–	1	3	1	2
ohne Erfolg	32	3	5	2	–	11	1	1	–	–	–	3
Resultat ungewiß	10	9	3	–	–	–	1	–	1	–	–	
Summe	46	14	10	3	–	19	3	1	2	3	1	5

Tab. 4.5. Vergleich der im Freiland beobachteten Attacken auf ungenießbare bzw. schmackhafte Arten im Khao Phra Thaew Park auf Phuket unter Bezug auf die relative Häufigkeit der beiden Artengruppen im gesamten Beobachtungszeitraum

Gesamtzahl der beobachteten Attacken:	49	100 %
davon auf schmackhafte Arten:	46	94 %
auf ungenießbare Arten:	3	6 %
Gesamtzahl der beobachteten Falter:	4952	100 %
davon schmackhafte Arten:	3540	71,5 %
ungenießbare Arten:	1404	28,4 %
nicht zugeordnet werden konnten:	8	0,2 %

Immer wieder konnte feststellt werden, daß ein insektenfressender Vogel (z.B. ein Drongo) auf einer Warte saß, an der in mehr als zehn Meter Entfernung ein genießbarer, schnell fliegender Falter vorbeiflog, ohne daß er attackiert worden wäre.

Hingegen konnte öfters ein Vogel registriert werden, der auf seiner Flugroute dicht bei einem solchen Falter vorbeikam und seine Flugbahn abänderte, um nach dem Falter schnappen zu können. Ähnlich kann man auch Vögel beobachten, die, wenn sie Ansammlungen von in der Luft flatternden Faltern überqueren, kurz in sie eintauchen, um einen der Falter zu erhaschen.

Außerdem machen viele Vögel, die Schneisen durch den Dschungel entlangfliegen, Jagd auf Falter. Sie suchen, indem sie von Ast zu Ast hüpfen bzw. fliegen, nach Insekten, erhaschen wohl manchmal auch einen sitzenden Falter. Niemals aber konnte beobachtet werden, wie ein Vogel einem auffliegenden Falter nachflog. Öfters jedoch sah man einen Vogel warten, bis ihm ein Falter zufällig beim Landen nahekam, um dann nach ihm – für den Falter überraschend – zu schnappen. Dabei fiel mehrmals auf, daß die Vögel einen nicht direkt auf sie zufliegenden Falter genau dann attackierten, wenn der Falter den Punkt, da er dem Vogel am nächsten war, gerade durchflogen hatte und sich nun wieder entfernte.

Nicht selten konnte man im Khao Phra Thaew-Park Thailands, aber auch im Sokoke Arabuko-Wald Kenias, Gemeinschaften von Vögeln dermaßen Jagd auf Schmetterlinge machen sehen, daß sie Wege entlangflogen, häufig die Seiten wechselnd, wobei immer ein Teil der Vögel die Falter aufscheuchte, ein anderer ruhig saß und auf in der Nähe landende Falter wartete, um im günstigen Augenblick zuschnappen zu können. So fungierte jeder Vogel abwechselnd als Jäger und dann wieder als Treiber. Eine besonders große Gruppe so jagender Vögel trat in Erscheinung, als sehr viele Falter der Gattungen *Euthalia* und *Tanaecia* (Nymphalidae) sich an den Früchten von Melastomaceen-Sträuchern (vgl. Abb. 8.15) versammelten. Im Hochland Ecuadors tauchten immer wieder Schwalben auf, die vor allem auf die auf einigen Wiesen des Andenhochlandes recht häufigen Pieriden *Colias lesbia* und *Colias dimera* in der Weise Jagd machten, daß sie in Staffeln hintereinanderflogen, flächendeckend nach und nach alle Teile der Wiesen überstreiften, wobei die Vögel der vordersten Linien immer wieder ganz dicht über das Gras in die Wiese eintauchten und so Falter aufscheuchten, die dann die nachfolgenden Vögel des Geschwaders aufzuschnappen versuchten.

4.2.3. Diskussion

Da nur Vögel den freien Luftraum bei ihrer Jagd in starkem Maße miteinbeziehen können, dürften sie wohl als Selektionsfaktor bei der Entwicklung konvergenter Farb- und Verhaltensmuster eine Rolle gespielt haben.

Die für den Khao Phra Thaew-Park nachgewiesene geringe Erfolgsquote bei Attacken mag ein Hinweis darauf sein, warum Vögel Falter, die richtungswechselreich nicht allzu nahe an ihnen vorbeifliegen, nicht angreifen, ja schon gar nicht ihnen nachfliegen, selbst wenn es sich um genießbare Arten handeln mag: Der nötige Energieaufwand stünde wohl oft in keinem sinnvollem Verhältnis zum Erfolg. Nach MARDEN (1992) können außerdem selbst Vögel mit großer Flugleistung auf die häufigen Richtungswechsel der meisten genießbaren Tagfalterarten nicht adäquat reagieren. Daher sind es vor allem landende (SWYNNERTON 1915, CHAI 1986) bzw. nah am momentanen Aufenthaltsort des Vogels vorbeifliegende Falter, die von einzelnen Vögeln attackiert werden. Daneben erhöht wohl die Gemeinschaftsjagd die Erfolgsquote merklich: Es scheint den Vögeln zwar in der Regel nicht möglich zu sein, Falter aufzuscheuchen und sie dann zu fangen (wahrscheinlich ist dabei die Erfolgsquote zu gering), sehr wohl aber können sie mit nicht wenig Erfolg von anderen Vögeln aufgescheuchte Falter erbeuten, und zwar sowohl sitzend lauernd als auch hinter anderen Artgenossen herfliegend (Schwalben). In diesen Situationen scheint das Verhältnis von Energieverbrauch und Erfolgschance günstiger zu sein.

Tagfliegende Falter, die im Flug selten so wenig auffällig sind wie Libellen und andere Insekten mit durchsichtigen Flügeln, stehen sicher unter einem starken Anpassungsdruck, ihre potentiellen Freßfeinde zu meiden. Ein Ergebnis der Selektion mag der richtungswechselreiche Flug vieler genießbarer Schmetterlinge sein, der dem gezielten Jagdmachen auf sie so wenig Erfolg beschert, daß es sich vom energetischen Standpunkt aus nicht mehr lohnt.

4.3. Fütterungsexperimente

4.3.1. Verlauf

Die beiden Drosseln verschmähten (z.T. erst nach einer Lernphase) *Euploea*arten und *Danaus melanippus* (Danainae), die als ungenießbar bekannten Papilioniden *Atrophaneura coon, Pachliopta aristolochiae* und deren Nachahmer, ebenfalls Papilioniden, nämlich die Weibchen von *Papilio polytes* und *Papilio memnon* (Abb. 8.16) und einen auffällig gefärbten tagfliegenden Geometriden der Gattung *Dysphania*. Hinweise darauf, daß die Vögel eine Falterart angeborenermaßen verschmähten, gab es nicht. Alle Falter, auch die ungenießbaren, wurden, wenn sie das erste Mal geboten wurden, zunächst einmal gefressen, wenn auch oft mit "weniger Begeisterung" als andere Falter. Eine Ausnahme jedoch stellte die sehr giftige Art

Tab. 4.6. Fütterungsversuche mit einem Pärchen von *Copsychus saularis* (engl. Magpie Robin, dt. Dajaldrossel) im Khao Phra Thaew-Park auf Phuket (Thailand) im August 1987

++ ohne Zögern sofort gefressen
+ zögerlich, langsam oder erst nach Testphase gefressen
+/o nur teilweise gefressen
o nur getötet
* nicht getötet, jedoch schwache Zuwendung
** nicht getötet, nicht beachtet
*** nicht getötet, Ekelreaktion

		Insekten	zum ...ten Mal geboten	Reaktion
7.8.87	3	Libellen	1-3	++
	1	*Papilio nephelus* ♂	1	++
	1	*Euthalia lepidea flora* ♀	1	++
	2	*Mycalesis mineus* bzw. *perseus*	1-2	++
	3	*Eurema hecabe*	1-3	++
	1	*Neptis* (Grundfarbe: schwarzweiß)	1	++
	1	*Phalanta alcippe*	1	++
	1	Bläuling (*Drupadia* spec.)	1	++
	1	*Lasippa heliodore*	1	++
8.8.87	1	*Papilio nephelus* ♂	2	++
	2	*Papilio polytes* ♂♂	1-2	++
	1	*Papilio helenus* ♂	1	++
	2	Libellen	4-5	++
	1	*Mycalesis mineus* bzw. *perseus*	3	++
	1	*Eurema* spec.	4	++
	1	*Melanitis leda*	1	++
	1	*Ypthima* spec.	1	++
	1	Heuschrecke	1	++
	1	*Leptosia nina*	1	++
	1	*Jamides pura* ♂	1	++
	1	*Euploea leucostictos* ♂	1	+
	1	*Euploea modesta* ♂	1	o
	1	Heuschrecke	2	+
	1	*Papilio helenus* ♀	2	+
9.8.87	2	*Papilio polytes* ♂♂	3-4	++
	2	*Precis lemonias*	1	++
	1	*Ypthima* spec.	2	++
	1	*Atrophaneura coon*	1	+
	1	*Pachliopta aristolochiae*	1	o
	2	*Mycalesis mineus* bzw. *perseus*	4-5	++
	1	*Papilio polytes* ♂	5	++
	1	*Papilio polytes* ♀	1	+/o
	2	*Mycalesis mineus* bzw. *perseus*	6-7	+

Pachliopta aristolochiae dar: Ein Falter dieser Art wurde bereits beim ersten Kontakt, allerdings nachdem das Vogelmännchen bereits einen ähnlichen, giftigen Falter der Art *Atrophaneura coon* gefressen hatte, nurmehr getötet, aber dann sofort verschmäht. Ein weiterer Falter dieser Art wurde nicht wie Exemplare anderer ungenießbarer Arten beim erneuten Anbieten einfach unbeachtet gelassen, sondern vom Vogelmännchen

Tab. 4.6. (Fortsetzung).

		Insekten	zum ...ten Mal geboten	Reaktion
10.8.87	2	*Mycalesis mineus* bzw. *perseus*	8-9	++
	1	*Catopsilia pyranthe*	1	++
	1	*Eurema hecabe*	5	+
	1	*Eurema hecabe*	6	++
	1	*Atrophaneura coon*	2	**
	1	*Papilio polytes* ♀	2	+/o
11.8.87	1	*Papilio polytes* ♂	6	+
	1	*Neptis hylas*	1	++
	1	*Parthenos sylvia*	1	++
	1	*Euthalia monina* ♂	1	++
	1	*Euploea tulliolus* ♂	1	o
	1	*Euploea tulliolus* ♂	2	*
	1	*Euploea leucostictos* ♀	2	*
	1	*Terinos clarissa*	1	++
	1	*Euploea klugii* ♂	1	***
	1	*Euthalia lepidea flora* ♂	1	++
	1	*Papilio polytes* ♂	7	++
	1	*Cepora iudith*	1	++
12.8.87	1	*Euthalia lepidea flora* ♂	2	++
	1	*Leptosia nina*	2	++
	1	*Coelites nothis*	1	++
	1	*Precis iphita*	1	++
	1	*Dysphania* spec.	1	+/o
	1	*Elymnias obnubila*	1	++
	1	*Pachliopta aristolochiae*	2	***
		(Das Vogelmännchen schmiß den Falter, ohne ihn zu töten, aus dem Käfig. Dann putzte es sich ausgiebig den Schnabel.)		
	1	*Papilio memnon* ♀	1	**
	2	*Mycalesis mineus* bzw. *perseus*	10-11	++
	1	*Papilio helenus* ♂	3	++
	1	*Parthenos sylvia*	2	++
	1	*Papilio polytes* ♀	3	**
	1	Heuschrecke	3	++
	1	Fliege	1	++
13.8.87	1	*Mycalesis mineus* bzw. *perseus*	12	++
	1	*Melanitis leda*	2	++
	1	*Euploea mulciber* ♀	1	+
	4	Noctuidae	1-4	++
	2	Spinnen	1-2	++
	1	Schabe	1	++
	1	Fangschrecke	1	++
14.8.87	1	Libelle	6	++
	1	Heuschrecke	4	++
	1	*Euploea mulciber* ♀	2	+/o
	1	Noctuidae	5	+
15.8.87	1	*Tirumala septentrionis*	1	+
	1	*Danaus melanippus*	1	o

gepackt und lebend aus dem Käfig geworfen. Anschließend putzte es sich unter deutlichen Anzeichen von Ekel (vgl. auch OWEN 1971) ausgiebig den Schnabel.

Die nichtmimetischen Männchen von *Papilio polytes* wurden insgesamt siebenmal angeboten und auch genauso oft gefressen, die ersten beiden mimetischen Weibchen dieser Art wurden nach Erfahrungen mit den Vorbildern (*A. coon, P. aristolochiae*) jeweils getötet, dann aber nur teilweise aufgefressen, das zweite Weibchen sogar, nachdem die Vögel direkt zuvor ein Vorbild (*A. coon*) unbeachtet gelassen hatten. Sie konnten also offensichtlich dieses Vorbild vom Nachahmer unterscheiden, die 'Begeisterung' beim Verzehren des Nachahmers war aber möglicherweise weniger durch den Geschmack (die Männchen derselben Art wurden ja weiterhin ganz gefressen) als durch die unangenehmen Vorerfahrungen mit den ähnlichen Vorbildern negativ beeinflußt. Nachdem das giftigere Vorbild (*P. aristolochiae*) ein zweites Mal offeriert worden war, rührten die Vögel weder ein drittes Weibchen von *Papilio polytes* noch ein ihnen zum ersten Mal angebotenes Weibchen von *Papilio memnon* an, was insofern sehr erstaunlich ist, weil dieses Weibchen den Vorbildern im Flug zwar recht ähnlich ist, ruhig vor den Vögeln im Käfig sitzend aber leicht von den Vorbildern unterschieden werden kann. Es ist nämlich deutlich großer als die Vorbilder usw. (vgl. Kap. 4.4.1.1).

Die Weibchen der Art *Euploea mulciber* weichen deutlich von den Männchen derselben Art ab, die rein äußerlich das Aussehen so vieler in einem Müllerschen Mimikryring zusammengeschlossenen *Euploea*arten hat. Nachdem die Vögel bereits diesem Mimikryring angehörige Falter abzulehnen gelernt hatten, fraßen sie das erste ihnen angebotene Weibchen der Art *Euploea mulciber* völlig auf und auch das zweite, am nächsten Tag offerierte, noch teilweise. Eine ebenfalls etwas vom häufigsten Typ abweichende *Euploea*art, nämlich *Euploea klugii*, wurde nach unangenehmen Erfahrungen mit ähnlichen Arten erst gar nicht getestet. Diese Art ist in Südthailand relativ leicht von anderen Arten zu unterscheiden, da ihr der charakteristische Blauschiller fehlt. Sie schimmert nur ganz schwach violett.

4.3.2. Diskussion

Das Ergebnis der Fütterungsversuche hinsichtlich der Genießbarkeit der getesteten Arten birgt keine Überraschung. Es deckt sich völlig mit den in der Literatur zu findenden Angaben (SEITZ 1927, CLARKE et al. 1968, WICKLER 1968, CLARKE & SHEPPARD 1971, 1972). Da der Test nur mit zwei Vögeln einer Art durchgeführt wurde, sind natürlich auch keine gesicherten Aussagen bezüglich dem Grad der Genießbarkeit der getesteten Falter möglich, da ja verschiedene Vogelarten, aber auch verschiedene Individuen einer Art unterschiedlich auf dieselben Falter reagieren können (CHAI 1986).

Die Verschmähung der Nachahmer nach unangenehmen Erfahrungen mit den ungenießbaren Vorbildern stützt die Theorie der Batesschen Mimikry ebenso wie die Generalisierung, die die Vögel hinsichtlich des häufigen Typs von *Euploea*faltern aufbauten, was die Richtigkeit der Theorie von MÜLLER (1878) bestätigt. Man hätte erwarten mögen, daß die Vögel den Falter der Art *Euploea klugii* attackieren würden. Es handelt sich um eine der wenigen *Euploea*arten, die im Khao Phra Thaew-Park auf Anhieb ohne mühselige Bestimmungsarbeit eindeutig identifiziert werden können, weil sie von anderen *Euploea*arten deutlich abweicht: Sie hat eine charakteristische Flügelform und -zeichnung, außerdem ist bei ihr im Gebiet des Khao Phra Thaew der violette Schimmer der Flügel nur schwach ausgebildet, wenn er nicht sogar ganz fehlt, während ansonsten in diesem Gebiet ähnliche *Euploea*arten ohne solchen Schimmer nicht angetroffen wurden. Die Neigung von Vögeln, mehr auf Gemeinsamkeiten als auf Unterschiede zu achten (BROWER et al. 1971), mag dafür verantwortlich sein, daß sie eher weniger stark zwischen den einzelnen Arten eines Müllerschen Ringes differenzieren als ein Mensch, aber auch dafür, daß die Ähnlichkeit zwischen Vorbild und Nachahmer bei Batesschen Systemen nicht ganz so groß sein muß wie vielfach angenommen wird (COTT 1940).

Nachdem beim Experiment die meisten *Euploea*arten von den Vögeln bereits verschmäht wurden, reichten schon weiße Streifen auf den Hinterflügeln aus (Weibchen der Art *Euploea mulciber*), um die Vögel zu einem erneuten Test zu veranlassen. Also Vorsicht vor Neuem, wie es BROWER, BROWER & COLLINS (1963) konstatierten, konnte bei den beiden unerfahrenen Jungvögeln nicht festgestellt werden, die alle Falter (also auch ungenießbare) sofort attackierten und die meisten auch einmal oder wiederholt fraßen, sofern sie nur nicht solchen ähnlich sahen, die sie nach schlechten Erfahrungen bereits zu meiden gelernt hatten.

Ein Versuch, das von der Norm des Müllerschen Mimikryrings abweichende Aussehen der Weibchen von *Euploea mulciber* zu erklären, ist in Kapitel 4.4.1.2 zu finden. Genaueres über den Mimikrykomplex um die Art *Pachliopta aristolochiae* folgt direkt im Anschluß in Kapitel 4.4.1.1.

4.4. Typische Fälle Batesscher und Müllerscher Mimikry

4.4.1. Thailändische Faltergemeinschaften

4.4.1.1. *Pachliopta aristolochiae, Atrophaneura coon,* die ♀-form *polytes* von *Papilio polytes* und die ♀-form *distantianus* von *Papilio memnon* als Ähnlichkeitskomplex in Thailand (Abb. 8.16-17; mit Diskussion)

WICKLER (1968) beschreibt in seinem Buch "Mimikry" auf den Seiten 24 und 25 ein Mimikry-Beispiel aus "Animals", 8,12 (1966). Hier wird berichtet, die Weibchenform *distantianus* von *Papilio memnon* habe in Malaysia *Atrophaneura coon* zum Vorbild.

Papilio memnon ist im Norden Thailands nicht selten, auch konnten einige Weibchen der Form *distantianus* dort beobachtet werden. Außerdem trat auch nicht selten die Weibchenform *polytes* von *Papilio polytes* dort auf (Abb. 8.16). *Atrophaneura coon* gibt es im Norden Thailands nicht, in Zentral- und Ostthailand lokal, im Süden jedoch recht häufig (PINRATANA 1977). Also kann diese Art in der nördlichen Provinz Chiang Mai kein Vorbild im Sinne Batesscher Mimikry sein. Die Theorie von Zugvögeln, die ihre in anderen Gebieten gemachten negativen Erfahrungen mitbrächten – vgl. WICKLER 1968, S. 46 – überzeugt nicht sehr: Die Nachahmer fliegen ausgesprochen langsam, sind leicht zu fangen und der Schaden durch stationäre Vögel, die ohne negative Vorerfahrungen die "Nachahmer" in großer Zahl fangen könnten, wäre für diese "Nachahmer" wohl weit größer als der Nutzen einer solchen Ähnlichkeit. Die *Art Pachliopta aristolochiae* hingegen kommt sehr wohl für das zu suchende Vorbild in Frage. Diese Art ist weiter verbreitet als die Art *Atrophaneura coon* und kommt weniger lokal vor.

Im Süden Thailands nunmehr, auf der Insel Phuket, tritt neben *P. aristolochiae, P. memnon* und *P. polytes* auch die Art *A. coon* auf, und zwar während des Beobachtungzeitraumes häufiger als *P. aristolochiae* (vgl. Abb. 4.4). *P. aristolochiae* tritt im Süden Thailands in der Unterart *asteris* auf, die sich von der im Norden Thailands fliegenden Unterart *goniopeltis* unter anderem dadurch unterscheidet, daß die dunklen Zeichnungselemente ausgedehnter sind und mehr schwarz wirken als dunkelgrau wie bei der Unterart *goniopeltis,* während die weißen Färbungsanteile kleiner sind. Die Weibchen von *P. memnon* auf Phuket (andere Unterart/Form?) unterscheiden sich von den Weibchen der Provinz Chiang Mai (f. *distantianus*) – ähnlich wie bei der Art *P. aristolochiae* sich die Unterart *asteris* von der Unterart *goniopeltis* differiert – durch Reduktion der weißen zugunsten der dunklen Zeichnungselemente, was die Ähnlichkeit zwischen der Art *P. aristolochiae* und den Weibchen von *P. memnon* erhöht, die Unterscheidung dieser *P. memnon*weibchen von *A. coon* allerdings leichter macht (Abb. 8.16-17).

Was die morphologischen Merkmale anbelangt, so stimmt es zwar, daß ein Falter der Art *A. coon* und Weibchen der Art *Papilio memnon* f. *distantianus,* wie sie auf Phuket zu finden sind, untereinander mehr Ähnlichkeiten aufweisen als die letztgenannte Weibchenform und Falter der Art *P. aristolochiae,* falls die Falter in präpariertem Zustand auf hellem Hintergrund nebeneinander stecken. Ganz anders sieht jedoch die Situation in der Natur aus. Immer wieder verwechselt man ein solches *P. memnon*weibchen mit der Art *P. aristolochiae,* seltener mit *A. coon.* Das kommt daher, daß im Flug oft bestimmte ähnliche Farb- und Formwahrnehmungen auf unterschiedliche Weise erzeugt werden können: Das *Papilio memnon*weibchen besitzt keinen roten Hinterleib wie *P. aristolochiae,* es besitzt aber an der Wurzel des Vorderflügels einen mattroten Makel, der im Flug zusammen mit der rötlichen Färbung des Hinterflügelinnenrandes dem gelblichen Hinterkörper scheinbar eine rötliche Färbung verleiht. Zum Vergleich sei hier das Beispiel der Gattung *Lamproptera* gebracht (vgl. auch Kap. 4.5.3.2 und 4.5.3.4), eine Papilionidengattung, bei der die langen Hinterflügelschwänze im Flug den Eindruck eines langen Hinterleibes erzeugen. Die Vertreter dieser Gattung suchen häufig feuchte Stellen auf, was auch für die ihnen ähnlich sehenden Libellen und Hautflügler typisch ist. Ähnliches gilt für die rötlichen Zeichnungselemente der Hinterflügel von Vorbild (*P. aristolochiae*) und Nachahmer (*P. memnon* ♀). Weder ihre genaue Lage, Farbintensität und Form noch ihre Verteilung auf der Hinterflügelober- und -unterseite stimmen überein. Trotzdem entsteht im Flug ein ähnlicher Farbeindruck. Für die Weibchen von *P. polytes* f. *polytes* gilt Entsprechendes, nur daß im großen und ganzen diese Weibchen auch sitzend dem Vorbild bereits etwas ähnlicher sind.

Nicht nur vom Farbeindruck her ähneln die mimetischen Weibchen von *P. polytes* und *P. memnon* ihren Vorbildern, sie fliegen auch ähnlich wie ihre Vorbilder. Die obere Graphik von Abb. 4.5 zeigt, daß die Weibchen beider Arten deutlich seltener pro Sekunde ihre Flugrichtung wechseln als die Männchen, sich aber erstaunlich gut den entsprechenden Werten der Vorbilder annähern. Wertet man die Mittelwertsunterschiede mit Hilfe des *t*-Testes nach STUDENT für unabhängige Stichproben (vgl. Tab. 4.7) aus, so läßt sich

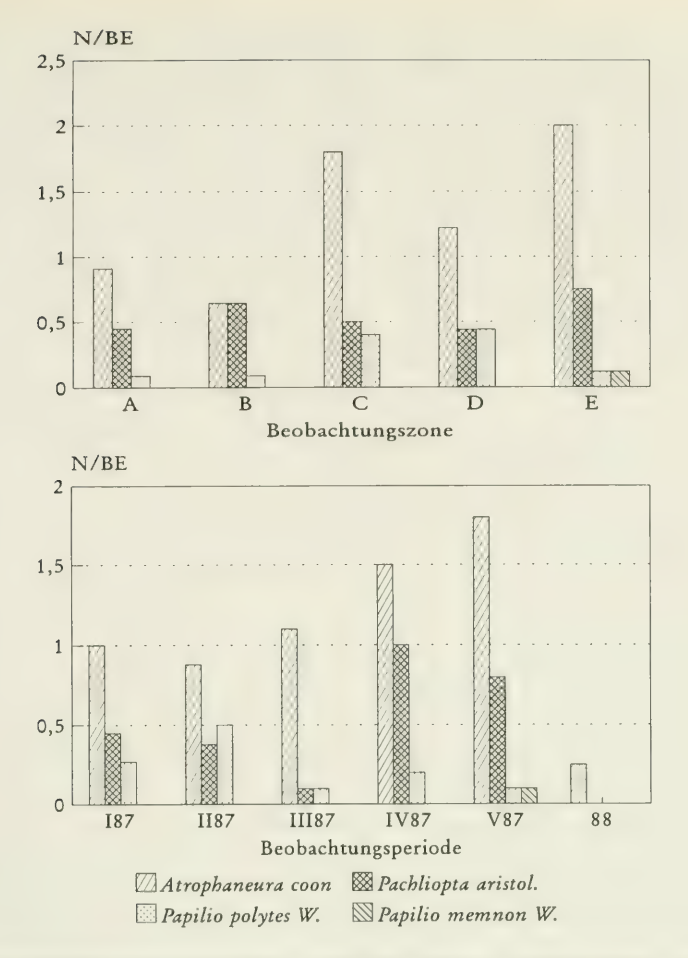


Abb. 4.4. Örtliche und zeitliche Häufigkeitsverteilung der Papilioniden *Atrophaneura coon*, *Pachliopta aristolochiae* und der mimetischen Weibchen von *Papilio polytes* und *Papilio memnon* im Khao Phra Thaew-Park auf Phuket (Thailand). (Erklärung der Zonen A-E bzw. der Zeitperioden I87-V87, 88 vgl. Abb. 2.1 bzw. Tab. 3.1-3.)

sagen: Die Weibchen von *Papilio polytes* unterscheiden sich in ihrem *RW/s*-Wert nicht signifikant von den beiden Vorbildern, sehr wohl aber höchst signifikant von ihren eigenen Männchen wie auch ihre Vorbilder (*A. coon*, *P. aristolochiae*). Diese weichen auch untereinander bzgl. ihres *RW/s*-Wertes nicht signifikant voneinander ab. Vergleichbares mag für die Weibchen von *P. memnon* gelten, von denen nur ein einziger Meßwert vorliegt (vgl. Abb. 4.5), der allerdings auch nicht signifikant von den *RW/s*-Werten der Vorbilder, aber sehr signifikant nach unten von den *RW/s*-Werten der eigenen Männchen abweicht. Der einzige ermittelte *RW/s*-Wert für das Weibchen war 0,67, für den Erwartungswert μ und die Standardabweichung σ der Männchen gilt auf dem Konfidenzniveau P = 99 %: $\mu \geq 2{,}37$, $\sigma \geq 1{,}12$.

Für die 99 %-Konfidenzintervalle der Vorbilder ermittelt man:

A. coon: $0{,}57 \leq \mu \leq 0{,}92$, $0{,}10 \leq \sigma \leq 0{,}39$

P. aristolochiae: $0{,}65 \leq \mu \leq 0{,}89$, $0{,}11 \leq \sigma \leq 0{,}30$

Auch scheinen die mimetischen Weibchen ähnlich langsam wie die Vorbilder zu fliegen, was zumindest für die Weibchen von *P. polytes* aus Tab. 4.7 hervorgeht. Interessanterweise zeigen die Werte dieser Tabelle, daß *A. coon* im Durchschnitt wahrscheinlich schneller fliegt als *P. aristolochiae* (Irrtumswahrscheinlichkeit: 3,2 %) und die Weibchen von *P. polytes* (Irrtumswahrscheinlichkeit: 0,5 %). Das mag mit ein Grund sein, warum es möglich ist, im Flug die Falter der Art *A. coon* relativ leicht von *P. aristolochiae* und von den *Papilio polytes*weibchen zu unterscheiden. Ansonsten scheint für die Fluggeschwindigkeiten der in Frage

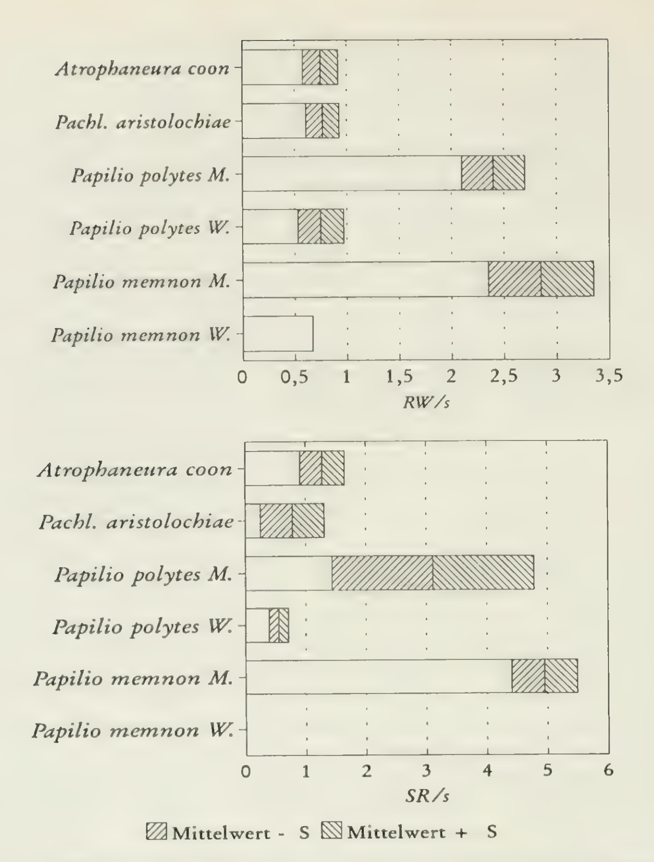


Abb. 4.5. Durchschnittliche Häufigkeit des Flugrichtungswechsels und Fluggeschwindigkeit der ungenießbaren Papilioniden *Pachliopta aristolochiae* und *Atrophaneura coon*, der mimetischen Weibchen von *Papilio polytes* und *Papilio memnon* sowie ihrer nichtmimetischen Männchen im Khao Phra Thaew-Park auf Phuket (Thailand)

Tab. 4.7. Vergleich der *RW/s*- und *SR/s*-Mittelwerte der Batesschen Vorbilder *A. coon* und *P. aristolochiae*, ihrer Nachahmer, den mimetischen Weibchen von *P. memnon* und *P. polytes* und ihrer nichtmimetischen Männchen – ausgehend von den Daten der Tabelle 10.1 (S. 180) – gemäß dem *t*-Test nach STUDENT für unabhängige Stichproben.

RW/s Mittelwert der Richtungswechsel pro Sekunde
SR/s mittlere Fluggeschwindigkeit in Schritten (ca. 0,7 m) pro Sekunde
t Testgröße *t*
df Freiheitsgrade
$1-F_{df}(t)$ Irrtumswahrscheinlichkeit für die Signifikanz des Mittelwertunterschiedes ($F_{df}(t)$: Signifikanzniveau des Mittelwertunterschiedes bzw. Verteilungsfunktion an der Stelle *t*)

Vergleich der Mittelwerte bzgl. folgender Paarungen:	*RW/s*			*SR/s*		
	t	*df*	$1-F_{df}(t)$	*t*	*df*	$1-F_{df}(t)$
A. coon / P. polytes ♀	0	9½	0,50	4,56	6½	0,005
A. coon / P. polytes ♂	13,1	7½	$2 \cdot 10^{-6}$	2,16	4	0,049
A. coon / P. memnon ♂	12,0	8½	$6 \cdot 10^{-6}$	14,5	5½	0,00002
P. aristolochiae / P. polytes ♀	0,26	12	0,40	1,37	9	0,103
P. aristolochiae / P. polytes ♂	13,5	10	$6 \cdot 10^{-8}$	2,74	6½	0,031
P. aristolochiae / P. memnon ♂	12,1	11	$9 \cdot 10^{-8}$	16,1	8	0
P. polytes ♂ / *P. polytes* ♀	12,6	8	$7 \cdot 10^{-7}$	3,06	5½	0,017
A. coon / P. aristolochiae	0,29	11½	0,39	2,27	7½	0,032

stehenden Arten bzw. Geschlechter ähnliches zu gelten wie für die *RW*/s-Werte, wenn auch die geringeren Stichprobenumfänge nur weniger gesicherte Aussagen zulassen.

Die Fütterungsexperimente mit den Dajaldrosseln (vgl. Kap. 4.3) ergaben folgendes:

Nachdem die beiden Vögel an zwei aufeinanderfolgenden Tagen bereits 27 ihnen offensichtlich wohlschmeckende Insekten vertilgt hatten – eine willkommene Abwechslung der bis dahin rein pflanzlichen Kost –, dann allerdings aber auch unangenehmere Erfahrungen mit zwei *Euploea*faltern gesammelt hatten, wurde ihnen am 3. Tag nach einigen genießbaren Faltern ein *A. coon*falter gegeben, den sie fraßen und dann einen *P. aristolochiae*falter, den sie lediglich töteten, dann aber liegen ließen. Im Anschluß fraßen sie drei weitere Falter (auch ein Männchen von *Papilio polytes*). Dann wurde ihnen ein Weibchen von *Papilio polytes* angeboten. Es wurde zunächst nicht beachtet, etwas später doch attackiert und getötet, aber nur teilweise gefressen. Man hatte den Eindruck, als würde der gute Geschmack dieses Falters beeinträchtigt durch die Erinnerung an das Vorbild *P. aristolochiae*, die die ähnliche Färbung dieses Nachahmers in den Vögeln hervorrief.

Danach wurden ihnen wieder zwei *Mycalesis*falter gefüttert, von denen sie bereits viele gierig gefressen hatten. Sehr vorsichtig gingen sie nun an den Fang dieser Falter heran. Nach dem Verfüttern von weiteren 5 schmackhaften Faltern bekamen sie einen *A. coon*falter, den sie nicht beachteten, dann ein weiteres *P. polytes*weibchen, das sie töteten, wiederum allerdings nur zögerlich und teilweise auffraßen. Das zeigt zweierlei: Sie konnten bereits *Papilio polytes*weibchen von *A. coon*faltern unterscheiden, möglicherweise auch von *P. aristolochiae*faltern. Da nicht anzunehmen ist, daß die *Papilio polytes*weibchen schlechter als die *Papilio polytes*männchen schmecken, die sie auch weiterhin gerne fraßen, kann die Ursache für das teilweise gehemmte Freßverhalten gegenüber den Weibchen von *P. polytes* nur in den schlechten Vorerfahrungen mit ähnlich gefärbten Vorbildern liegen.

Nachdem den Vögeln nunmehr am nächsten Tag andere, in der Mehrzahl schmackhafte Falter angeboten wurden, sollte an sie am übernächsten Tag nach einigen meist genießbaren Faltern wiederum ein Falter der Art *P. aristolochiae* verfüttert werden. Das Vogelmännchen beförderte ihn, ohne ihn zu töten, aus dem Käfig und putzte sich dann mit deutlichen Anzeichen des "Ekels" den Schnabel.

Als nunmehr ein Weibchen von *Papilio memnon* in den Käfig fliegen gelassen wurde, setzte sich dieses unbehelligt vor den Vögeln an die Gitterstäbe. Es wurde aus ca. 15 cm Entfernung gesehen, aber nicht beachtet. Nachdem die Vögel gleich anschließend wiederum einige Falter anderer Arten gefressen hatten (Freßlust war offensichtlich noch vorhanden!), wurde ihnen nochmals ein *P. polytes*weibchen angeboten, welches jetzt nicht mehr beachtet wurde.

Zusammenfassend läßt sich sagen:

A. coon ist ein Falter, der dem Dajaldrosselpaar nicht besonders zusagte: Der erste Falter, der ihnen zu Gesicht kam, wurde gefressen, der zweite nicht mehr beachtet.

P. aristolochiae war die einzige Art, die nicht einmal bei der ersten Kontaktaufnahme gefressen wurde. Bereits der zweite Falter dieser Art, der den Vögeln vorgeführt wurde, löste "Ekelreaktionen" aus.

Nach Erfahrungen mit beiden Arten wurde ein Weibchen von *P. memnon*, das die Drosseln zum ersten Mal in ihrem Leben zu sehen bekamen, nicht beachtet, obwohl es in ihrem Käfig ganz dicht vor ihren Augen saß. Auch die Tatsache, daß dieses *Papilio*weibchen deutlich größer war als die Vorbilder, kümmerte die Vögel nicht.

Weibchen von *Papilio polytes*, die die Vögel am selben Tag wie *A. coon* und *P. aristolochiae* zum ersten Mal sahen, die aber auch später noch geboten wurden, töteten die Vögel zunächst noch und fraßen sie teilweise, später jedoch beachteten sie diese Falter ebenfalls nicht mehr.

Aus der Tatsache, daß einerseits ein Tag nach der ersten Bekanntschaft der Vögel mit *A. coon*, *P. aristolochiae* und dem Weibchen von *P. polytes* sich ihr Verhalten gegenüber dem *P. polytes*weibchen nicht geändert hatte, obwohl ihnen zuvor noch einmal *A. coon* geboten worden war, den sie nicht beachtet hatten, daß aber andererseits nach Kontakt mit einem zweiten Exemplar von *P. aristolochiae* forthin nunmehr weder die Weibchen von *P. polytes* noch das ihnen noch unbekannte Weibchen von *P. memnon* beachtet wurde, darf man schließen, daß vom Vorbild *P. aristolochiae* eine weitaus stärker abschreckende Wirkung ausgeht als von *A. coon*.

Diese These wird noch dadurch gestärkt, daß die Vögel keine Falterart so schnell und so überzeugend verschmähten wie die Art *P. aristolochiae*. Man kann davon ausgehen, daß keine Falterart in Thailand oder Afrika für die menschliche Nase widerlicher riecht als diese.

Abbildung 4.4 (S. 41) zeigt die Häufigkeitsverhältnisse von Vorbildern und Nachahmern in den verschiedenen Teilbiotopen des Khao Phra Thaew-Parks, summiert über mehrere Tage in den Monaten Juli und August des Jahres 1987 und des Monats März des darauffolgenden Jahres. Man sieht, daß die

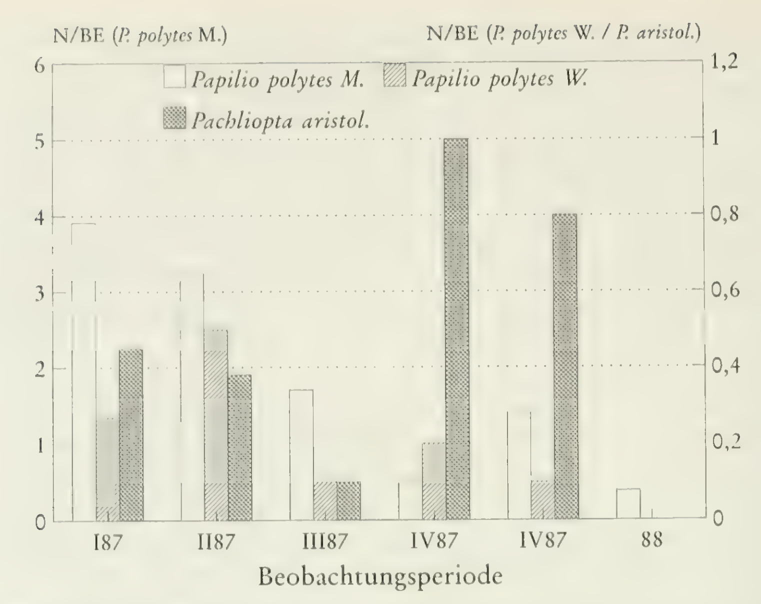


Abb. 4.6. Populationsschwankungen der Arten *Pachliopta aristolochiae* und *Papilio polytes* im Khao Phra Thaew-Park im Juli und August 1987 und im März 1988. Die flugaktiveren ♂♂ von *Papilio polytes* (y_1-Achse) geben einen besseren Eindruck von der Entwicklung der Häufigkeit der Art im Laufe der Zeit als die ♀♀ (y_2-Achse). (Erklärung der Zonen A-E bzw. der Zeitperioden I87-V87, 88 vgl. Abb. 2.2 bzw. Tab. 3.1-3.)

Nachahmer durchaus zahlenmäßig in dem weitgehend noch intakten Naturgebiet nur so häufig auftraten, daß durch Erfahrungen der Freßfeinde mit den Vorbildern eine Schutzwirkung auf die Nachahmer ausgehen kann, wie sich das auch in dem Fütterungsexperiment gezeigt hat.

Aufgrund der Beobachtungen der Populationsdichten von Vorbildern und Nachahmern während der Regenzeit (im Juli und August 1987 und im März 1988, Abb. 4.6) läßt sich feststellen, daß die Häufigkeitskurven phasisch gegeneinander verschoben sind, wobei die Nachahmer ihr Häufigkeitsmaximum jeweils ca. eine Woche später als die Vorbilder erreichen. Da die mimetischen Weibchen von *P. polytes* zahlenmäßig nicht sehr in Erscheinung treten, wurde die Häufigkeitskurve der Männchen dieser Art miteinbezogen (Abb. 4.6), um zu gesicherteren Aussagen zu gelangen. Nach Aussagen von Mr. A. M. COTTON von der Thai Papilio Co., Chiang Mai, schlüpfen die Weibchen von *P. polytes* im Durchschnitt nur wenige Tage später als die Männchen.

Diskussion:

Die beobachtete Phasenverschiebung mag eine hervorragende Anpassung der Nachahmer sein. Denn einerseits treten immer wieder Jungvögel ohne negative Erfahrungen auf, andererseits verblaßt die Erinnerung an negative Erfahrungen auch im Laufe der Zeit wieder. So ist es sicher für die Nachahmer am günstigsten, wenn die potentiellen Freßfeinde vornehmlich negative Erfahrungen an den Vorbildern machen und so möglicherweise frühzeitig das Interesse an den Arten des Ähnlichkeitskomplexes verlieren.

JORDAN (1909) schreibt in SEITZ (1927, S. 72): "Das Männchen (von *Papilio memnon*) fliegt schnell und ruhelos, während das schwerfällige Weibchen mehr langsam segelt und daher leicht zu fangen ist." Es ist zwar richtig, daß Weibchen vielfach weniger Muskulatur als die Männchen, dafür aber ins Gewicht fallende Fortpflanzungsorgane besitzen (MARDEN 1992). Das drückt vermutlich den *RW/s*-Wert bei den Weibchen im Vergleich zu den Männchen nach unten (vgl. Kap. 4.1.1). Niemals jedoch ließ sich feststellen, daß ein nichtmimetisches Weibchen deswegen dem Bereich I zuzuordnen gewesen wäre, wenn das Männchen eindeutig dem Bereich II angehörte. Es spricht deshalb viel dafür, daß es sich bei der richtungswechselarmen, langsamen Flugweise der Weibchen von *P. polytes* und *P. memnon* um eine klare Anpassung an die Flugweise der Vorbilder handelt.

Der signifikant schnellere Flug von *A. coon* im Vergleich zu seinem Müllerschen Partner *P. aristolochiae* mag ein Schutz für diese Art sein. Sie ist – obwohl im Beobachtungszeitraum die häufigste Art des betrachteten Ringes – immer das scheuere der beiden Vorbilder gewesen, ausweichend und nicht so leicht zu fangen wie die giftigere Art *P. aristolochiae*. Vier der sechs im Khao Phra Thaew-Park registrierten Attacken gegen ungenießbare Falter fielen auf diese Art, was ein Hinweis darauf sein kann, daß der etwas schnellere Flug und das 'vorsichtigere' Verhalten dieser Art, die *P. aristolochiae* und den mimetischen Weibchen von *P. polytes* und *P. memnon* im Flug nicht besonders ähnlich ist, eine Anpassung darstellt, eine allzu große Sterberate durch Freßfeinde zu vermeiden.

OWEN (1971) wundert sich, daß viele Batessche Nachahmer so selten sind, wie sich z.B. im folgenden Kapitel für die Nachahmer der häufigen *Euploea*arten aufzeigen läßt. Doch ist zu beachten, daß eine häufigere genießbare Art nur dann als Batesscher Nachahmer auftreten kann, wenn eine oder mehrere, noch häufigere, ungenießbare Arten am selben Ort und mehr oder weniger zur selben Zeit wie der Nachahmer auftreten. Als besonders günstig erweist es sich dabei sicher, wenn das Vorbild sehr giftig ist (vgl. *Pachliopta aristolochiae*) und ein großes Verbreitungsgebiet aufweist. Andernfalls hätte die falsche Warntracht für den Nachahmer – wenigstens in gewissen Gebieten oder zu manchen Zeiten – negative Folgen. Man muß bedenken, daß die Batesschen Nachahmer örtlich und zu einem gewissen Grade auch zeitlich an das Vorbild (die Vorbilder) gekettet sind, das (die) auch die Häufigkeit des Nachahmers begrenzt (begrenzen). Bei solchen Forderungen ist es nicht verwunderlich, daß sich nicht bei vielen häufigen genießbaren Arten im Laufe der Stammesgeschichte eine falsche Warntracht ausgebildet hat.

4.4.1.2. Danainae (vor allem der Gattung *Euploea*) und ihre Nachahmer im Khao Phra Thaew-Forest-Park (Abb. 8.18-23; mit Diskussion)

Abb. 8.18 zeigt die Danainenart *Parantica aspasia* und die Pieridenart *Pareronia valeria lutescens*, deren Weibchen *Parantica aspasia* nachahmen. Die Weibchen der Pieridenart sind auffällig gefärbt wie ihre Vorbilder, und es gab im Beobachtungsgebiet keine weitere Falterart, die mit den beiden Arten hätte verwechselt werden können. Während des ganzen Beobachtungszeitraumes im Juli und August 1987 auf Phuket trat nur ein einziges, abgeflogenes Exemplar des Vorbildes außerhalb der Beobachtungsperioden (I87-V87, 88) in Erscheinung, während der Nachahmer durchaus während dieser Zeitspanne flog. Die mimetischen Weibchen sah man immer nur selten und kurz, sie hielten sich dicht am Boden zwischen krautigen Pflanzen und niederen Büschen auf und waren ausgesprochen scheu.

Tabelle 4.8 und Abbildung 4.7 zeigen die Häufigkeit von Vorbild und Nachahmer im Juli und August 1987. Zum Vergleich ist auch die Häufigkeit der nichtmimetischen Männchen angegeben, die flugaktiver als die Weibchen sind und daher einen besseren Eindruck von der Populationsentwicklung vermitteln. Im März 1988 konnte ebenfalls kein Exemplar des Vorbildes entdeckt werden, aber 2 Männchen von *Pareronia valeria* wurden registriert.

Die graphische Darstellung (Abb. 4.7) zeigt, daß die Art *Pareronia valeria* vermutlich eine volle Populationsschwankung im Juli und August 1987 erlebte, wohingegen das Vorbild während dieser ganzen Zeit kaum auffindbar blieb. Ähnliches konnte ein Jahr zuvor beobachtet werden: Bis zum 18. August 1986 trat

Tab. 4.8. Häufigkeit des Auftretens der Art *Pareronia valeria* (nur die Weibchen ahmen *Parantica aspasia* nach) und des Vorbilds *Parantica aspasia* im Khao Phra Thaew-Park (Phuket, Thailand). N: registrierte Individuenzahl, BE: Beobachtungseinheit.

Beobachtungsperiode		I87	II87	III87	IV87	V87	88	Summe
Pareronia valeria ♂	N:	4	3	11	14	6	2	40
	N/BE:	0,36	0,38	1,10	1,40	0,60	0,25	4,09
Pareronia valeria ♀	N:	0	1	1	0	0	0	2
	N/BE:	0,00	0,12	0,10	0,00	0,00	0,00	0,22
Parantica aspasia	N:	0	0	0	0	0	0	0
	N/BE:	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00



Abb. 4.7. Häufigkeit der Arten *Pareronia valeria* und *Parantica aspasia* im Khao Phra Thaew-Park (Phuket, Thailand) im Juli und August 1987. Die Häufigkeit der nichtmimetischen flugaktiveren Männchen von *Pareronia valeria* ist angegeben, da so die Populationsschwankung der Art besser abzuschätzen ist.

die Art *Pareronia valeria* durchaus bereits häufig auf (die Weibchen allerdings waren ebenfalls selten jeweils nur kurz zu sehen), das Vorbild war nirgends zu erblicken. Am 19. August 1986 erschienen die ersten Exemplare von *Parantica aspasia*, alle frisch geschlüpft. Die letztgenannte Art ist nach Aussagen von PINRATANA (persönliche Unterredung) weit verbreitet und sehr häufig, aber das zu Zeiten, die nicht mit den Flugzeiten eventueller Nachahmer koinzidieren müssen.

Abbildung 8.19 zeigt in der 1. Reihe, daß *Parantica aspasia* sich von den übrigen Vertretern der Gattung *Parantica* durch den gelben Innenbereich der Hinterflügel unterscheidet. In der 2. Reihe ist eine zu *Pareronia valeria* verwandte Art (*Pareronia anais*) abgebildet, die auch im selben Gebiet auftritt, deren Weibchen aber vorwiegend andere Danainen nachahmen (3. Reihe). *Pareronia anais* bildet im Khao Phra Thaew-Park auch eine Weibchenform aus, die etwas Gelb auf den Hinterflügeln besitzt (Abb. 8.20, 2. Reihe, 2. Falter) und damit zwischen *Parantica aspasia* und anderen Danainen steht.

Abb. 8.20 zeigt beide *Pareronia*arten mit den auftretenden Weibchenformen und entsprechenden Vorbildern (exemplarisch) in einer Darstellung. Die Bilder könnten den Eindruck vermitteln, daß auch die Männchen der *Pareronia*arten bis zu einem gewissen Grade Danainenarten nachahmen. Es ist nicht auszuschließen, daß das für sitzende Falter zutrifft. Fliegend jedoch weisen diese Männchen keine Ähnlichkeit zu den Danainen auf: Sie fliegen deutlich schneller als ihre Weibchen, auch richtungswechselreicher, vor allem *Pareronia valeria* (vgl. Abb. 4.1, S. 26, bzw. Tab. 10.1, S. 180), und ihre Färbung ist leuchtender bläulichweiß.

Tabelle 4.9 und Abbildung 4.8 zeigen, wie zahlreich in ökologisch intakten Waldgebieten *Euploea*arten auftreten können. Die Fütterungsversuche mit dem Dajaldrosselpaar brachten bezüglich der Gattung *Euploea* folgendes Ergebnis (vgl. Tab. 4.6, S. 32-38; die einzelnen Arten sind auf der Abb. 8.22 dargestellt):

Der erste gebotene Falter (*Euploea leucostictos* ♂) wurde gefressen, der zweite (*Euploea modesta* ♂), der ihnen gleich darauf angeboten wurde, nurmehr getötet. Eine Heuschrecke und ein *Papilio helenus* ♀, das sie im Anschluß daran zu fressen bekamen, wurden allerdings lange getestet, bevor sie schließlich gefressen wurden.

Drei Tage später kamen folgende Falter der Gattung *Euploea* in der angegebenen Reihenfolge zum Test:

2 *Euploea tulliolus* ♂♂, 1 *Euploea leucostictos* ♀, 1 *Euploea klugii* ♂

Das erste Männchen von *Euploea tulliolus* wurde getötet, aber nicht gefressen, das zweite und das

Weibchen von *Euploea leucostictos* nur noch schwach beachtet, beim Männchen von *Euploea klugii*, das sie zum ersten Mal sahen, wandten sie sich deutlich ab. Die letztgenannte Art ist relativ leicht von den *Euploea*arten zu unterscheiden, mit denen die Vögel zuvor Bekanntschaft gemacht hatten. Wiederum zwei Tage später wurde den Vögeln ein Weibchen von *Euploea mulciber* angeboten, das durch weiße Streifen der Hinterflügel von den bisher verfütterten *Euploea*faltern leicht zu unterscheiden ist. Es wurde gefressen, wenn auch zögerlich. Ein Tag später töteten die beiden Vögel ein weiteres Weibchen von *Euploea mulciber*, das sie allerdings nur teilweise fraßen. Die Experimente stützen die These, daß die in Tabelle 4.10 erwähnten *Euploea*arten des Khao Phra Thaew mit bräunlicher Grundfarbe und blauem bzw. violettem Schimmer einen Müllerschen Mimikryring bilden (Abb. 8.22).

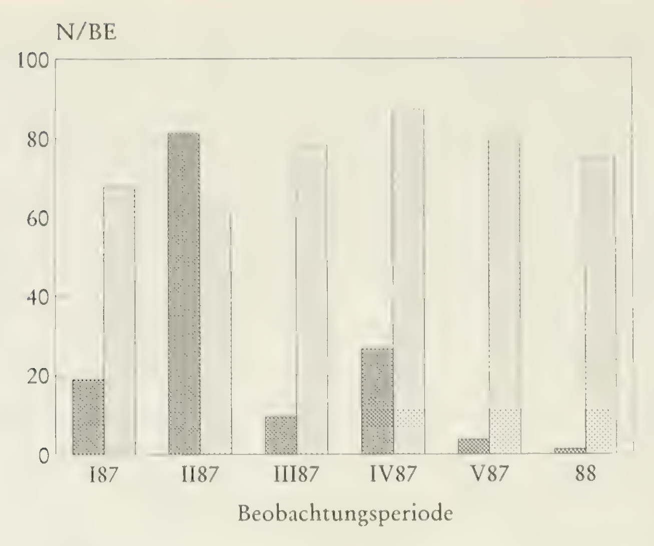
Da *Euploeen* zweifelsohne als Vorbilder im Sinne Batesscher und Müllerscher Mimikry in Frage kommen, verwundert bei ihrer wenigstens temporären zahlenmäßigen Häufigkeit die geringe Zahl von Nachahmern im thailandischen Beobachtungsgebiet. Nicht nur artenmäßig waren wenig Nachahmer zu finden,

Tab. 4.9. Zeitliche und örtliche Häufigkeitsschwankungen der *Euploea*arten im Khao Phra Thaew mit Angabe der Häufigkeit des Nachahmers *Elymnias penanga*.
N: Individuenzahl, N/BE: Individuenzahl pro Beobachtungseinheit.

zeitlich:	Beobachtungsperiode		I87	II87	III87	IV87	V87	88	Summe
	I *Euploea*arten	N:	208	651	95	265	37	10	1266
		N/BE:	18,90	81,38	9,50	26,50	3,70	1,24	
	II Insgesamt beobachtetev Falter	N:	955	1142	878	612	838	612	5564
		N/BE:	86,78	142,69	87,80	113,90	83,80	76,44	
	Verhältnis	I/II:	21,8 %	57,0 %	10,8 %	23,3 %	4,4 %	1,6 %	
	Elymnias penanga	N:	1	0	0	1	0	0	2
		N/BE:	0,09	0,00	0,00	0,10	0,00	0,00	
örtlich (nur 1987):	Beobachtungszone		A	B	C	D	E	Summe	
	I *Euploea*arten	N:	19	24	1125	32	56	1256	
		N/BE:	1,72	2,17	112,50	3,55	6,98		
	II Insgesamt beobachtete Falter	N:	748	884	1739	670	911	4952	
		N/BE:	67,94	80,30	173,90	74,42	113,82		
	Verhältnis	I/II:	2,5 %	2,7 %	64,7 %	4,8 %	6,1 %		
	Elymnias penanga	N:	1	0	1	0	0	2	
		N/BE:	0,09	0,00	0,10	0,00	0,00		

Tab. 4.10. Im Khao Phra Thaew festgestellte *Euploea*arten und ihre relative Häufigkeit im Juli und August 1987

	rel. Häufigkeit in Beobachtungszone(n):	
Art	A,B,D und E	C
E. modesta	3/47= 6 %	39/168= 23 %
E. sylvester	0/47= 0 %	0/168= 0 %
E. mulciber ♂	2/47= 4 %	10/168= 6 %
E. mulciber ♀	24/47= 51 %	13/168= 8 %
zusammen:	26/47= 55 %	23/168= 14 %
E. phaenareta	3/47= 6 %	1/168= 1 %
E. leucostictos	2/47= 4 %	59/168= 35 %
E. klugii	2/47= 4 %	4/168= 2 %
E. radamanthus (=diocletianus)	3/47= 6 %	2/168= 1 %
E. tulliolus	8/47= 17 %	40/168= 24 %



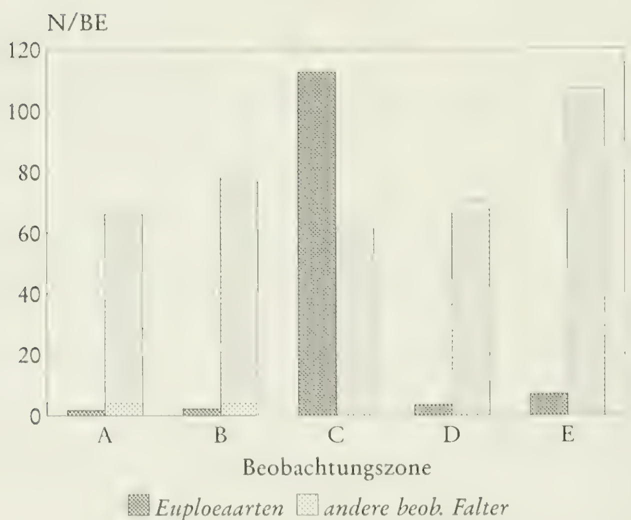


Abb. 4.8. Zeitliche und örtliche Häufigkeitsverteilungen der *Euploea*arten im Vergleich zu den übrigen tagfliegenden Schmetterlingen im Khao Phra Thaew-Park auf Phuket (Thailand). (Zahlenwerte: vgl. Tab. 4.9, S. 47)

diese traten auch meist relativ selten auf (vgl. Abb. 8.23 und Tab. 4.9). Abbildung 8.21 zeigt zwar weitere Nachahmer der graugefleckten Danainen (untere Reihe). Doch nur die mittlere Art tritt im Khao Phra Thaew auf, die anderen beiden in Nordthailand, die Nymphalide wiederum recht selten. Wie man Tabelle 4.9 entnehmen kann, trat der Nachahmer *Elymnias penanga* zahlenmäßig gegenüber den häufigen Vorbildern kaum in Erscheinung. Die Art *Elymnias malelas* konnte im Jahre 1986 in einem abgeflogenem weiblichen Exemplar im Khao Phra Thaew nachgewiesen werden, jedoch während der Beobachtungsperioden 1987 und 1988 nicht angetroffen werden. In anderen Gegenden Thailands ist nach Aussagen von PINRATANA (persönliche Unterredung) die Situation nicht anders.

Eine Erklärung findet sich möglicherweise darin, daß die verschiedenen *Euploea*arten sich örtlich ansammeln, oft in großen Gruppen (vgl. Abb. 4.8, untere Graphik), fernab von anderen Faltern. Besondere Attraktion üben dabei blühende Bäume aus (z.B. *Vitex pinnata*, Abb. 8.4), um die mitunter mehrere hundert Falter der Gattung *Euploea* segelten (Artenspektrum vgl. Tab. 4.10 und Abb. 4.9), meist relativ hoch über dem Erdboden. Nicht selten flogen auch Vertreter der Gattung *Parantica* und der Art *Atrophaneura coon* mit,

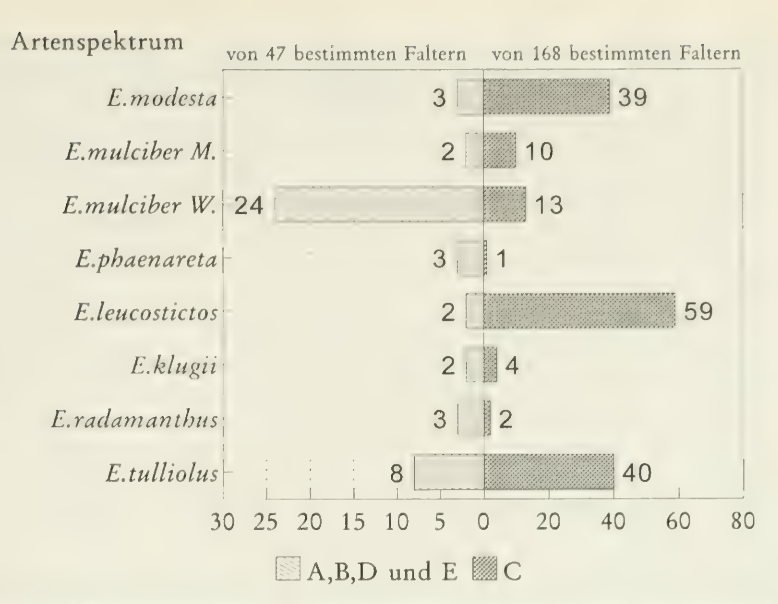


Abb. 4.9. Im Khao Phra Thaew-Park (Phuket, Thailand) festgestellte *Euploea*arten und ihre relative Häufigkeit im Juli und August 1987

während die Art *Pachliopta aristolochiae* nur immer in Bodennähe anzutreffen war. Im Norden Thailands (Mae Sa-Wasserfall bei Mae Rim, Provinz Chiang Mai) traten zu den Danainen an einem solchen blühenden Baum noch Falter der Art *Delias descombesi* und eine einzige *Eurema*. Im wesentlichen handelt es sich also um Anhäufungen ungenießbarer Falter. Die *Euploeen* treten im Khao Phra Thaew-Park in erstaunlich großer Zahl vor allem während der Regenzeit auf, wobei sie auch dann noch fliegen, wenn leichter Regen bereits die meisten anderen Tagfalter zum Rasten veranlaßt hat. In der Nähe jener blühenden Bäume kann man dann viele auf Blättern und Zweigen ruhende *Euploeen* antreffen und beobachten, wie bei einsetzendem stärkerem Regen oft gewaltige Mengen solcher Falter aus größerer Höhe herabsegeln und sich im Laubwerk von Büschen niederlassen. Nachmittags, falls vormittags schönes Wetter herrschte, fliegen sie kaum noch und sitzen in großer Zahl ruhig im Laubwerk und Geäst.

Die Nachahmer der *Euploeen* im Khao Phra Thaew hingegen sind wesentlich scheuer, meiden in der Regel den freien Luftraum, sind weniger flugaktiv und treten zahlenmäßig wenig in Erscheinung.

Abb. 4.9 zeigt, daß manche *Euploea*arten fast ausschließlich in dieser Massenansammlung in Zone C gefunden wurden (z.B. *Euploea leucostictos*), während andere auch in den übrigen Zonen in größerer Zahl zu entdecken waren (z.B. die Weibchen von *Euploea mulciber*).

In Afrika konnten ähnliche örtliche Häufungen bei den *Amauris*arten (vgl. Kap. 4.6.5), bei *Danaus chrysippus* und bei vielen *Acraea*arten festgestellt werden; in Südamerika bei *Heliconius erato* und *Heliconius melpomene* in der westlichen Präkordillere und am Río Topo, u.a. auch bei Ithomiinen usw.

Diskussion:

Sieht ein Batesscher Nachahmer nur einem einzigen Vorbild sehr ähnlich, so muß im Laufe der Zeit die Ähnlichkeit zwischen Vorbild und Nachahmer immer größer werden, so daß schließlich besonders überzeugende Fälle Batesscher Mimikry entstehen (COTT 1940, SHEPPARD 1959, BROWER & BROWER 1972, HUHEEY 1984, TURNER et al. 1984). Wenn eine Falterart **eine** andere gut nachahmt, hat sie den Vorteil, daß sie leicht mit dieser verwechselt wird, aber sie wird dann kaum mit anderen verwechselt, die dieser nicht ähnlich sehen. Damit wird das Vorkommen des Nachahmers dort begünstigt, wo zeitlich und örtlich ein Zusammentreffen mit dem Vorbild möglich ist. Ist dies nicht – oder zumindest nicht immer und überall – der Fall, verwandelt sich nicht selten der Vorteil in einen Nachteil (vgl. *Pareronia valeria* [illegible]). Das extrem scheue Verhalten der Weibchen von *Pareronia valeria* z.B. mag eine Anpassung der Nachahmer an das – zumindest zeitweilige – Fehlen der Vorbilder sein.

Während nun die Selektion bewirkt, daß die Nachahmer den Vorbildern ähnlicher werden (vgl. Kap. 1.2), muß trotzdem erwartet werden, daß jede Mutation bei den Vorbildern einen positiven Selektionswert besitzt, wenn sie zur Folge hat, daß die Vorbilder sich von den Nachahmern zeitlich, örtlich oder in anderen Gestalt- bzw. Leistungsmerkmalen abheben. Da die Warnfärbung nicht so ohne weiteres – auf jeden Fall nicht so leicht wie bei den Nachahmern – geändert werden kann (vgl. Kap. 1.2), sind es wohl eher andere Merkmale, in denen sich die Vorbilder von den Nachahmern unterscheiden.

Bereits unterschiedliche Flugzeiten mögen in diesem Sinne sehr wirkungsvoll sein, da ja dann immer wieder unerfahrene Freßfeinde ihre ersten Kontakte mit potentieller Nahrung machen. Auch ist zu vermuten, daß sich die Erinnerung an nicht allzu unangenehme Erfahrungen mit wenig schmackhaften Arten im Laufe der Zeit bei den Freßfeinden wieder verliert.

Den Vorbildern gereicht es aber nicht nur zum Vorteil, wenn sie zu anderen Zeiten als die Nachahmer auftreten, sondern auch, wenn sie sich örtlich absetzen können. Warngefärbte Arten sammeln sich an bestimmten Orten an (Brown 1981, Turner 1981), vielleicht in diesem Zusammenhang besser ausgedrückt: Sie setzen sich von den Nachahmern ab, indem sie sich an bestimmten Orten ansammeln, wo die Nachahmer nicht anzutreffen sind.

Es kommt auch vor, daß genießbare Arten sich zum Blütenbesuch oder zur Aufnahme von Salzen an Flußufern ansammeln. Der Vorteil liegt darin, daß die Wahrscheinlichkeit, daß **ein** einzelnes Mitglied der Gruppe gefressen wird, geringer ist als bei solitären Exemplaren (Hamilton 1971). Doch diese Falter zerstreuen sich dann wieder, während die warngefärbten Arten auch nach der Nektaraufnahme oder auch ohne äußerlich erkennbaren Anlaß beisammen bleiben.

Eine Folge des Absetzens der *Euploea*-Vorbilder mag die festgestellte Seltenheit der Batesschen Nachahmer im Khao Phra Thaew-Park sein, die sich außerdem relativ scheu verhalten. Sie besitzen im Sinne der Batesschen Mimikry so wohl einen recht guten Schutz. Es sei darauf hingewiesen, daß sich die *Euploeen* nicht ausschließlich in den Ansammlungen aufhalten (vgl. Abb. 4.8).

Zwar können die Weibchen der *Euploea*arten in den Ansammlungen mit Männchen der eigenen Art kopulieren, es ist aber nicht anzunehmen, daß alle Weibchen dort auch ihre Eier ablegen. Auf ihren Wanderungen durch den Wald – auf der Suche nach geeigneten Pflanzen für die Eiablage – sind sie in der Regel allein (z.B. *Euploea mulciber* ♀♀), was erklären könnte, daß gerade die Weibchen von *Euploea mulciber*, aber auch beide Geschlechter von *Euploea radamanthus* (vgl. Abb. 8.22) von der Einheitswarntracht der übrigen *Euploea*arten deutlich abweichen: Sie fallen in den Ansammlungen auf. Abseits von den Ansammlungen mag eine eigene Warntracht oder die Ähnlichkeit mit den bläulichgrauen Danainen von größerem Vorteil sein.

Wenn Marden (1992) für Costa Rica feststellt, daß Falter mit langem, dünnerem Hinterleib aus energetischen Gründen fast ausschließlich bei Sonnenschein fliegen können, so stellt in Südthailand die Gattung *Euploea* eine klare Ausnahme von dieser Regel dar. Ihre Arten umkreisen bei schwächerem Regen auch dann noch blühende Baumkronen, wenn die anderen Tagfalterarten, selbst solche mit dickem, kompakten Körper und mächtiger Flugmuskulatur, das Fliegen gänzlich eingestellt haben.

4.4.2. Südamerikanische Faltergemeinschaften

4.4.2.1. Mimikryringe mit den Pieridenarten *Dismorphia amphione* bzw. *Dismorphia astynome* und *Dismorphia astyocha*

4.4.2.1.1. *Hypothyris lycaste antonia* und ähnliche Arten in der Westkordillere Ecuadors (Abb. 8.24; mit Diskussion)

In den Sekundärwaldgebieten am Südufer des Río Toachi, ca. 15 km bis 17 km östlich von Santo Domingo de los Colorados, etwa 700 m über NN, trifft man auf einen Müllerschen Mimikryring mit den Ithomiinen *Hypothyris lycaste antonia*, *Callithomia alexirrhoe beronilla*, *Mechanitis polymnia chimborazona*, *Mechanitis lysimnia macrinus*, *Melinaea ludovica vespertina*, *Tithorea harmonia manabiana*, dem Danainen *Lycorea cleobaea* und dem Heliconier *Eueides isabella*. An den Ring haben sich Batessche Nachahmer angehängt, nämlich *Dismorphia amphione* (Pieridae) und die Nymphaliden *Eresia quintilla* und *Consul fabius*.

Hypothyris lycaste war während der Beobachtungszeiträume das häufigste Vorbild (vgl. Tab. 4.11 und Abb. 4.10), trat aber an Stelle 1 (17 km östlich von Sto. Domingo) wesentlich zahlreicher auf als an Stelle 2 (15 km östlich von Sto. Domingo). Die Art *Mechanitis polymnia chimborazona* konnte ausschließlich an

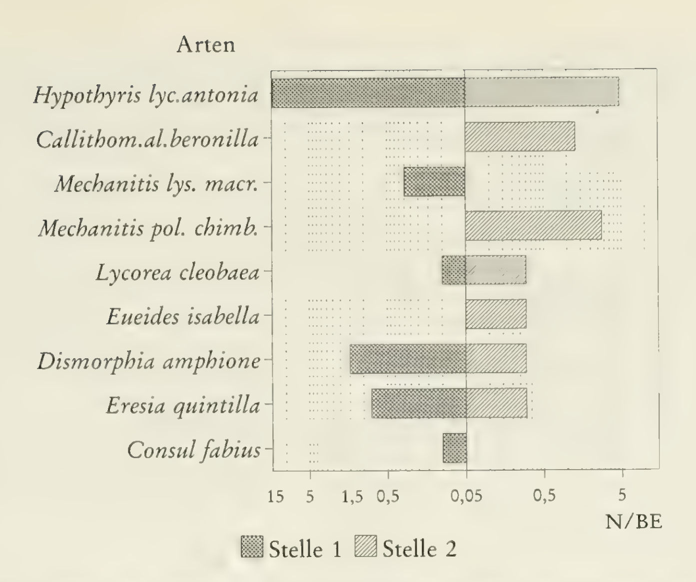


Abb. 4.10. Relative Häufigkeit von *Hypothyris lycaste* und ähnlichen Arten in der Westkordillere Ecuadors (15 und 17 km östlich von Sto. Domingo de los Colorados, 700 m über NN, Daten nach Tab. 4.11)

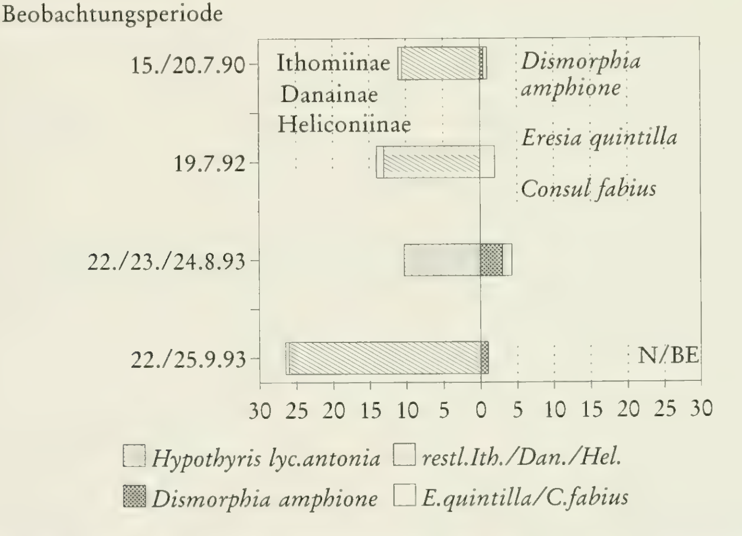


Abb. 4.11. Absolute Häufigkeit von *Hypothyris lycaste antonia* und ähnlichen Arten in der Westkordillere Ecuadors (17 km östlich von Sto. Domingo de los Colorados, 700 m über NN, Daten nach Tab. 4.11)

Stelle 2 angetroffen werden, niemals an Stelle 1 (vgl. Tab. 4.11 und Abb. 4.10). Von den übrigen Müllerschen Vorbilder des Ringes trat nur noch die Art *Mechanitis polymnia chimborazona* mit nennenswerter Häufigkeit während der Beobachtungszeiten in Erscheinung, und zwar an Stelle 2.

Vergleichbares läßt sich für die Nachahmer sagen: Lediglich die Arten *Dismorphia amphione* und *Eresia quintilla* treten etwas häufiger auf, bleiben aber zahlenmäßig trotzdem deutlich hinter den Vorbildern zurück (vgl. Abb. 4.11). An Stelle 1, wo vermutlich *Dismorphia amphione* häufiger auftrat als an Stelle 2, dominierte als Vorbild *Hypothyris lycaste antonia*. Die übrigen Nachahmer waren zu den Beobachtungszeiten recht selten.

Dismorphia amphione paßt sich, was die Häufigkeit des Flugrichtungswechsels pro Sekunde anbelangt,

gut den Vorbildern an (vgl. Abb. 4.12). Es ergeben sich, wenn man den *t*-Test nach STUDENT anwendet, keine signifikanten Unterschiede zwischen dem Mittelwert für die Männchen von *Dismorphia amphione* und *Hypothyris lycaste antonia*: $1 - F_{df}(0{,}277) \approx 39\,\%$,
bzw. *Callithomia alex. beronilla* bzw. *Mechanitis lysimnia macrinus*: $1 - F_{df}(0{,}324) \approx 38\,\%$,
bzw. *Mechanitis polymnia chimborazona*: $1 - F_{df}(0{,}802) \approx 28\,\%$.

Die zur Berechnung nötigen Daten sind in Tab. 10.3 (S. 182) zu finden. Für die Arten *Callithomia alex. beronilla* bzw. *Mechanitis lysimnia macrinus* existiert nur eine Mischwert, der seine Ursache darin hat, daß die beiden letztgenannten Arten ganz selten weniger als zwei Meter über dem Erdboden flogen, so daß sie bei ihrer großer Ähnlichkeit nicht mit Sicherheit unterschieden werden konnten. Vor allem die Weibchen von *M. lysimnia macrinus* sehen der Art *C. alexirrhoe beronilla* sehr ähnlich.

Die auffälligen weißen Duftschuppenflecke auf den Hinterflügeln der Männchen von *Dismorphia amphione* sind im Flug nicht zu sehen, da sie vollständig von den Vorderflügeln verdeckt werden. Die Art variiert etwas und bildet Formen mit einer breiteren gelben Mittelbinde auf den Vorderflügeln aus und solche, bei denen diese gelbe Mittelbinde in kleinere gelbe Flecke aufgelöst ist (s. Abb. 8.24). Bei den Vorbildern weist die gelbe Mittelbinde der Vorderflügel ebenfalls keine einheitliche Breite auf, sondern ihre Ausdehnung variiert von Art zu Art, aber auch etwas innerhalb der Art *Hypothyris lycaste antonia*. Die Art *Melinaea ludovica vespertina* konnte in einem einzigen Exemplar zwischen den Stellen 1 und 2 nachgewiesen werden, nicht aber zu den Beobachtungszeiten.

Diskussion:

Die Konvergenz bzw. der Parallelismus der am Müllerschen Mimikryring beteiligten Ithomiinen (*Hypothyris lycaste antonia*, *Callithomia alexirrhoe beronilla*, *Mechanitis lysimnia macrinus*, *Mechanitis polymnia chimborazona*, *Melinaea ludovica vespertina* und *Tithorea harmonia manabiana*), dem Danainen *Lycorea cleobaea* und dem Heliconiinen *Eueides isabella* ist erstaunlich, vor allem, wenn man bedenkt, daß auch noch fast alle beteiligten Ithomiinenarten jeweils verschiedenen Gattungen angehören. Von der Gattung *Mechanitis* treten im Beobachtungsgebiet zwar zwei Arten auf, doch sind diese beiden Arten leichter voneinander zu unterscheiden als *Mechanitis lysimnia macrinus* von *Callithomia alexirrhoe beronilla*. *Consul fabius* ist sehr wahrscheinlich ein genießbarer Batesscher Nachahmer (CHAI 1986). Über die Genießbarkeit der "Nachahmer" *Dismorphia amphione* (Dismorphiinae, Pieridae) und *Eresia quintilla* (Melitaeinae, Nymphalidae) ist

Tab. 4.11. Häufigkeit des Auftretens der Arten *Hypothyris lycaste* und anderer Ithomiinae, *Lycorea cleobaea* (Danainae) und *Eueides isabella* (Heliconiinae), die einem Müllerschen Mimikryring angehören, und der Batesschen Nachahmer *Dismorphia amphione* (Dismorphiinae, Pieridae), *Consul fabius* (Charaxinae, Nymphalidae) und *Eresia quintilla* (Melitaeinae, Nymphalidae) in ecuadorianischen Waldgebieten am Südufer des Río Toachi (Stelle 1 ca. 17 km, Stelle 2 ca. 15 km östlich von Santo Domingo de los Colorados)
ns: nicht schmackhaft, s: genießbar, N: Individuenzahl, N/BE: Individuenzahl pro Beobachtungseinheit

Stelle 1:	Ecuador, Provinz Pichincha, Südufer des Río Toachi, 700 m über NN, ca. 17 km östlich von Sto. Domingo de los Colorados	15. u. 20. Juli 1990		19. Juli 1992		22., 23. und 24. Aug. 1993		22. und 25. Sept. 1993	
	Art	N	N/BE	N	N/BE	N	N/BE	N	N/BE
ns	*Hypothyris lycaste antonia*	21	10,5	13	13,0	31	10,3	52	26,0
ns	*Callithomia alexirrhoe beronilla*	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0
ns	*Mechanitis lysimnia macrinus*	0	0,0	1	1,0	0	0,0	1	0,5
ns	*Mechanitis polymnia chimborazona*	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0
ns	*Lycorea cleobaea*	1	0,5	0	0,0	0	0,0	0	0,0
ns	*Eueides isabella*	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0
ns	*Melinaea ludovica vespertina*	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0
ns	*Tithorea harmonia manabiana*	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0
s	*Dismorphia amphione*	1	0,5	0	0,0	9	3,0	2	1,0
s	*Eresia quintilla*	0	0,0	2	2,0	4	1,3	0	0,0
s	*Consul fabius*	1	0,5	0	0,0	0	0,0	0	0,0

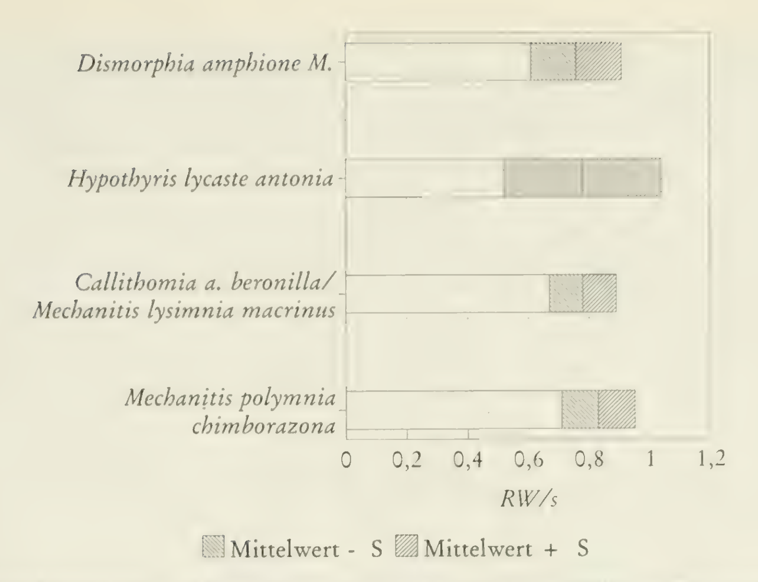


Abb. 4.12. Mittlere Häufigkeiten der Flugrichtungsänderung pro Sekunde (*RW/s*) von *Dismorphia amphione* und einigen ihrer Vorbilder (15 km bzw. 17 km östlich von Sto. Domingo de los Colorados, 700 m über NN). *S* = empirische Standardabweichung

nichts Sicheres bekannt, obwohl die Pieridenart *D. amphione* als erstes Beispiel von BATES (1862) für die nach ihm benannte Mimikryform vorgestellt wurde. So kann man also nicht ausschließen, daß es sich bei den beiden letztgenannten Arten nicht um Batessche, sondern um Müllersche Nachahmer handelt (DE-VRIES 1987). Da jedoch ein Müllerscher Mimikryring selten aus gleichermaßen ungenießbaren Arten besteht, zumal wenn die beteiligten Arten verschiedenen Schmetterlingsfamilien entstammen, ist die Frage der Genießbarkeit der Arten für die weiteren Überlegungen nicht von allzu großer Bedeutung. Selbst innerhalb der Ithomiinae sind die Arten unterschiedlich stark giftig und in der Regel nicht in hohem Maße ungenießbar (vgl. Kap. 1.6). Ein Müllersches System, das aus in geringerem und stärkerem Grade ungenießbaren Arten besteht, wird einem Batesschen durchaus ähnlich (REMINGTON & REMINGTON 1957, BROWER 1958a-c, ROTHSCHILD 1963, HUHEEY 1988).

D. amphione ist vermutlich nicht so ungenießbar wie *Hypothyris lycaste antonia*. Zu dieser Annahme gibt

Tab. 4.11. (Fortsetzung)

Stelle 2:	Ecuador, Provinz Pichincha, Südufer des Río Toachi, 700 m über NN, ca. 15 km östlich von Sto. Domingo de los Colorados	17. Juli 1990		23., 24. und 25. Sept. 1993		insgesamt Stelle 2		insgesamt Stelle 1	
	Art	N	N/BE	N	N/BE	N	N/BE	N	N/BE
ns	*Hypothyris lycaste antonia*	9	9,0	10	3,3	19	4,8	117	14,6
ns	*Callithomia alexirrhoe beronilla*	1	1,0	4	1,3	5	1,3	2	0,3
ns	*Mechanitis lysimnia macrinus*	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0
ns	*Mechanitis polymnia chimborazona*	2	2,0	9	3,3	11	2,8	0	0,0
ns	*Lycorea cleobaea*	1	1,0	0	0,0	1	0,3	1	0,1
ns	*Eueides isabella*	1	1,0	0	0,0	1	0,3	0	0,0
ns	*Melinaea ludovica vespertina*	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0
ns	*Tithorea harmonia manabiana*	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0
s	*Dismorphia amphione*	0	0,0	1	0,3	1	0,3	12	1,5
s	*Eresia quintilla*	0	0,0	1	0,3	1	0,3	6	0,8
s	*Consul fabius*	0	0,0	0	0,0	0	0,0	1	0,1

folgende Tatsache Anlaß: Sitzt ein Falter der zweiten Art auf einem Blatt und schreckt man ihn auf, so fliegt er fast immer ein kleines Stück und setzt sich auf ein anderes Blatt. Diesen Vorgang kann man in der Regel viele Male wiederholen. Falter der Art *D. amphione* entweichen fast immer unverzüglich in den Schatten des schützenden Dickichts, wenn man sie etwas stärker erschreckt. Außerdem besitzen sie im Gegensatz zu den Vorbildern eine kryptische Flügelunterseite, so daß sie sitzend mit zusammengeklappten Flügeln welken Blättern gleichen. Sehr vorsichtiges Verhalten wertet bereits SWYNNERTON (1915b) als Kennzeichen genießbarer Falter.

Unter der Annahme, *D. amphione* ist Batesscher oder zumindest ein schwacher Müllerscher Nachahmer, ließen sich die beiden Morphen der Art folgendermaßen erklären: Die Müllerschen Vorbilder müssen sich nicht völlig gleichen (vgl. Kap. 1.3). Für den Batesschen Nachahmer jedoch ist es von Vorteil, die geringen Unterschiede zwischen den Vorbildern durch die Ausbildung verschiedener Morphen zu beantworten (vgl. Kap. 1.2).

Es ist verwunderlich, daß es bis heute nur wenig gesicherte Daten über die Genießbarkeit der beteiligten Arten gibt, obwohl z.B. *D. amphione* keine besonders seltene Art ist.

4.4.2.1.2. Ein vergleichbarer Mimikryring in den Wäldern um die Wasserfälle des Iguazú (Abb. 8.25; mit Diskussion)

Etwas unterhalb der Wasserfälle des Iguazú, auf der argentinischen Seite, konnte in der zweiten Dezemberhälfte des Jahres 1993 an einer schattigen Stelle des Waldes eine Faltergemeinschaft registriert werden, die in vielerlei Hinsicht sehr an die unter 4.4.2.1.1 besprochene Gruppe erinnerte. Es handelt sich hierbei sehr wahrscheinlich um eine konvergente Entwicklung unter vergleichbaren Bedingungen. Denn zum einen ist die westliche Präkordillere Ecuadors durch die Hochlagen der Anden, wo die beteiligten Arten nicht vorkommen, vom Amazonasbecken, wo sich andere Mimikryringe etabliert haben, abgetrennt und damit auch vom Tiefland um die Fälle des Iguazú, das zudem noch Tausende von Kilometern entfernt liegt. Zum anderen beteiligen sich zwar teils nur andere Arten derselben Gattung, teils aber auch andere Gattungen am Ring, und es ist auf den ersten Blick ziemlich schwierig, die beteiligten Arten an einem der beiden Orte zu unterscheiden, nicht aber Falter aus den Ringen von verschiedenen Orten. Unter anderem tritt bei den Faltern von den Iguazúfällen – zumindest bei Formen der im folgenden aufgezählten Arten – auf den Hinterflügeln eine gelbe Querbinde auf.

In Tabelle 4.12 sind die beteiligten Gattungen und Arten einander gegenübergestellt. Aus der Gattung *Hypothyris* tritt an den Fällen des Iguazú statt der Art *lycaste* die Art *euclea*, wahrscheinlich auch die Art *ninonia daeta* zu anderer Zeit und/oder an anderem Ort auf. Die Gattungen *Callithomia* (Ithomiinae),

Tab. 4.12. Gegenüberstellung der an den Mimikryringen der Abbildungen 8.24 und 8.25 beteiligten Gattungen und Arten bei den Wasserfällen des Iguazú (argentinisches Ufer) und in ecuadorianischen Waldgebieten am Südufer des Río Toachi (ca. 15 km bis 17 km östlich von Santo Domingo de los Colorados).
ns: nicht schmackhaft; s: genießbar

	Gattung	Río Toachi (Ecuador) Art	Iguazú-Fälle (Argentinien) Art
ns	*Hypothyris*	*lycaste*	*euclea*
ns	*Callithomia*	*alexirrhoe beronilla*	–
ns	*Mechanitis*	*polymnia* ssp. *chimborazona*	–
ns	*Mechanitis*	ssp. *macrinus*	*lysimnia* ssp. *lysimnia*
ns	*Lycorea*	*cleobaea*	–
ns	*Eucides*	ssp. *ecuadorensis*	*isabella* ssp. *dianassa*
ns	*Melinaea*	*ludovica vespertina*	–
ns	*Placidula*	–	*euryanassa*
ns	*Tithorea*	ssp. *manabiana*	*harmonia* ssp. *pseudethra*
s	*Dismorphia*	*amphione*	*astynome* + *astyocha*
s	*Eresia*	*quintilla*	(*lansdorfi*)
s	*Consul*	*fabius*	

Melinaea (Ithomiinae) und *Lycorea* (Danainae) und die Art *Mechanitis polymnia* (Ithomiinae) sind hier nicht vertreten. Die Art *Mechanitis lysimnia* ist bei Iguazú durch die Nominatform (ssp. *lysimnia*) vertreten. Bei Sto. Domingo tritt sie in der Unterart *macrinus* auf, die der Art *Callithomia alexirrhoe beronilla* – vor allem im weiblichen Geschlecht – sehr ähnlich sieht, weniger aber der näher verwandten Art *Mechanitis polymnia chimborazona*, die auch bei Sto. Domingo vorkommt.

Eine für das Gebiet um die Iguazú-Fälle endemische Gattung mit nur einer Art (*Placidula euryanassa*) reiht sich dort in den Mimikryring ein. Die Arten *Tithorea harmonia* (ssp. *manabiana* bzw. ssp. *pseudethra*, Ithomiinae), *Eueides isabella* (ssp. *ecuadorensis* bzw. *dianassa*, Heliconiinae) und *Consul fabius* (Charaxinae, Nymphalidae) treten in beiden Gebieten auf, wobei es sich bei der letztgenannten Art bereits um einen Batesschen Nachahmer handelt. Die Gattung *Eresia*, im ecuadorianischen Mimikryring durch die Art *quintilla* vertreten, stellt ebenfalls einen Batesschen Nachahmer (spec. *lansdorfi*), der allerdings bei den Iguazú-Fällen aus dieser Gruppe ausschert und ein anderes Vorbild besitzt (vgl. Kap. 4.4.2.3 bzw. Abb. 8.26). Bleiben nur noch *Dismorphia astynome* und *Dismorphia astyocha* zu erwähnen. *D. astynome* ist sicher zu *D. amphione* recht nahe verwandt. Die beiden Arten *D. astynome* und *D. astyocha* fliegen bei den Iguazú-Fällen und sind im Feld nicht unterscheidbar.

Viel spricht für die (relative) Genießbarkeit dieser Arten (*D. astynome* und *D. astyocha*). Sie sind besonders scheu, fliegen bei Störung ein Stück, setzen sich wieder auf ein Blatt mit zusammengeklappten Flügeln, wo sie dann dank ihrer kryptisch gefärbten Unterseite (Gegensatz zu allen Ithomiinen der Gruppe!) kaum zu entdecken sind. Attackiert fliehen sie ganz schnell in den Schatten des Unterholzes. Niemals wurde einer der Falter außerhalb des schattigen Unterholzes fliegen gesehen.

Wiederum muß man feststellen, daß die Nachahmer (vor allem *D. astynome* und *D. astyocha*) keinem Vorbild perfekt ähneln, aber zu allen Ithomiinen wie auch zu der Heliconiine *Eueides isabella* mehr oder weniger gut passen. *D. astynome* variiert stark und fängt so das Spektrum der Variabilität im Müllerschen Ring recht gut ein (mehr oder weniger Gelb auf den Hinterflügeln, das Weiß auf den Vorderflügeln mehr oder weniger ausgedehnt usw.). Sieht man eine *Dismorphia astynome* fliegen, ist man immer ganz sicher, eines der Vorbilder vor sich zu haben, kann aber nie genau sagen, um welches Vorbild es sich handelt. Formen mit mehr Gelb rücken im Aussehen in die Nähe der Art *Heliconius ethilla*, die größer und – mehr oder weniger ausgedehnt – leuchtend gelb gefärbt ist, wodurch sie im Flug von den anderen Arten absticht, vor allem, wenn sie im prallen Sonnenschein durch die Lüfte schwebt. Diese Art fliegt im selben Gebiet, wo sich die Mitglieder des Mimikryringes aufhalten, mischt sich allerdings nicht zwischen die Falter der Ansammlungen, zu welchen sich Vorbilder wie Nachahmer an gewisssen Stellen im Schatten des Waldes vereinigen. Die Falter der Art *Heliconius ethilla* bevorzugen sonnige Plätze, kommen aber beim Blütenbesuch durchaus auch an den Orten vorbei, wo die anderen Arten gehäuft zu finden sind.

Diskussion:

Das Beispiel aus Iguazú zeigt, daß sich in einem tropischen Wald der Präkordillere (Sto. Domingo, Ecuador, 700 m über NN) und einem subtropischen Wald (250 m über NN), in zwei geographisch wohlseparierten Räumen Südamerikas, unter dem Selektionsdruck der Freßfeinde durchaus vergleichbare Systeme ausbilden können. Beide Male gilt: Die Ähnlichkeit der Müllerschen Vorbilder ist nicht sehr genau, die sich anhängenden Batesschen Nachahmer können mit allen Mitgliedern des Ringes verwechselt werden, mit manchen mehr, mit anderen weniger, was ihren Schutz erhöht.

Das abweichende Aussehen von *Heliconius ethilla* deutet darauf hin, daß in jüngerer Zeit wohl kein starker Selektionsdruck existierte, Einheitlichkeit mit den anderen Arten des Ringes herbeizuführen. Neben innerartlichen Gründen für die abweichende Warntracht mag große Giftigkeit der Art eine Rolle dabei spielen, da ja stark giftige Arten dazu tendieren, sich von den schwächeren Müllerschen Vorbildern abzusetzen, indem sie eine eigene Warntracht ausbilden (HUHEEY 1988).

Für die Nachahmer ist große Ähnlichkeit zu allen Vorbildern wohl nützlicher als eine perfekte Ähnlichkeit zu einem bestimmen der Müllerschen Vorbilder, das dann zu manchen Zeiten oder an gewissen Orten fehlt, wo der Nachahmer auftritt. Außerdem ist zu vermuten, daß die Nachahmer vielfach einem Durchschnittstyp entsprechen, zu dem die Freßfeinde nach unangenehmen Erfahrungen mit etwas differierenden Vorbildern generalisieren.

Die Beteiligung verschiedener Gattungen an den Systemen der beiden Regionen, auch das Ausscheren der *Eresia*art (*lansdorfi*) aus dem Ring bei den Iguazú-Fällen und die Separation der beiden Räume durch die Barriere der Anden und die weite räumliche Entfernung sprechen eher dafür, daß sich unter gleichem Selektionsdruck Vergleichbares durch Konvergenz entwickelt hat.

4.4.2.2. *Heliconius erato* und *Heliconius melpomene* (Abb. 8.27), *Heliconius clysonymus* und *Heliconius hecalesia eximius* (Abb. 8.28) in Ecuador, *Heliconius erato phyllis* (Abb. 8.26, rechts unten) bei den Wasserfällen des Iguazú (mit Diskussion)

Bei Piñas und Santo Domingo de los Colorados (westliche Präkordillere) treten *Heliconius erato* und *Heliconius melpomene* in der bläulich schwarzen Form mit roter Querbinde auf den Vorderflügeln auf. Am Río Topo zeigen die dunklen Falter einen rot-weißen Fleck auf den Vorderflügeln, bei Puerto Napo weisen sie das für das obere Amazonasgebiet charakteristische Strahlenmuster auf den Hinterflügeln auf, bei den Iguazúwasserfällen schließlich tritt nur *Heliconius erato* auf in einer Form mit roter Querbinde auf den Vorderfügeln und gelbem Streif auf den Hinterflügeln (Erklärung der einzelnen Fundorte s. Kap. 2.4). Die Unterart *phyllis* von *H. erato* aus Iguazú variiert stärker in der Größe als die anderen Unterarten, es treten auch ziemlich kleine Falter bei Iguazú auf. Die Flügel scheinen etwas zarter und dünner zu sein als in Äquatornähe.

Abb. 4.13 zeigt die Häufigkeitsverhältnisse dieser Formen bzw. Unterarten an den erwähnten Orten. In der westlichen Präkordillere Ecuadors weit im Süden (Piñas) trat *H. erato* höchst signifikant häufiger auf als *H. melpomene*. Nimmt man – ausgehend von den Zahlen der Abb. 4.13 – an, *H. erato* sei mindestens viermal so häufig gewesen wie *H. melpomene*, so irrt man nur mit einer Wahrscheinlichkeit von

$$P(57,\leq 2) = \sum_{i=0}^{2} \binom{57}{i} 0,2^{i}\, 0,8^{57-i} \approx 0,03\ \%.$$

Westlich von Quito hingegen, bei Santo Domingo de los Colorados, lassen sich beide Arten in einem ausgeglicheneren Verhältnis finden, was auch für den Río Topo (östliche Präkordillere Ecuadors) zutrifft. Im Regenwald der Amazonasquellflüsse (Mündung des Río Jatunyacu in den Río Napo bei Puerto Napo) allerdings war *H. melpomene* häufiger als *H. erato*. Nimmt man – ebenfalls ausgehend von den Zahlen der Abb. 4.13 – an, *H. melpomene* sei häufiger als *H. erato* gewesen, so irrt man nur mit einer Wahrscheinlichkeit von

$$P(21,\leq 4) = \sum_{i=0}^{4} \binom{21}{i} 0,5^{i}\, 0,5^{21-i} \approx 0{;}36\ \%.$$

Bei Iguazú schließlich fehlt die Art *H. melpomene* ganz.

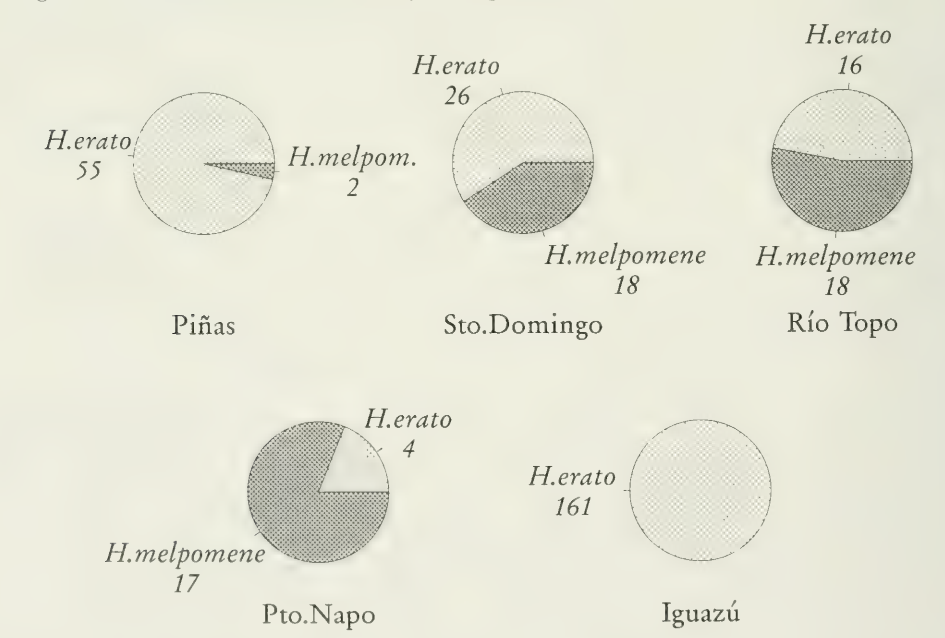


Abb. 4.13. Häufigkeitszahlen von *Heliconius erato* und *Heliconius melpomene* an verschiedenen ecuadorianischen Orten (**Piñas**: westl. Präkordillere, südl. Ecuador, **Sto.Domingo**: westl. Präkordillere, Westecuador, **Río Topo**: östl. Präkordillere, Ostecuador, **Pto.Napo**: Regenwaldgebiet, Ostecuador, **Iguazú**: Wasserfälle des Iguazú, südl. Brasilien und nördl. Argentinien)

An allen genannten Beobachtungsorten, mit Ausnahme von Puerto Napo, sind die Falter beider Arten wenig scheu, relativ gut zu beobachten und – falls für die Feststellung ihrer Artzugehörigkeit unbedingt nötig – verhältnismäßig leicht zu fangen. Besonders günstig erwies sich in diesem Zusammenhang der Waldweg bei Buenaventura (Piñas), weil sich dort gegen Abend und bei schlechtem Wetter die Falter beider Arten an einigen wenigen Stellen in der Nähe des Weges ansammelten und ziemlich unbeweglich auf den Blättern und Zweigen von Büschen saßen. Extrem langsam, mit wenigen Richtungswechseln fliegend, ganz ohne Scheu und ohne nennenswerte Reaktionen auf Attacken zeigten sich die *H. erato*falter der Wälder bei den Iguazú-Fällen (vgl. Kap. 4.4.2.3), während in Westecuador und am Río Topo die Falter beider Arten durchaus nach Attacken flohen.

Ganz anders jedoch war die Situation am Río Jatunyacu bei Puerto Napo: Die Falter beider Arten flogen zwar langsam, ihre auffällige aposematische Färbung zur Schau stellend. Doch war es recht schwierig, sie zu fangen, um ihre Identität eindeutig festzustellen. Attackiert wichen sie geschickt aus und flohen dann flink mit häufigeren Richtungswechseln. Aus diesem Grunde ist das gefundene Zahlenverhältnis mit Vorsicht zu betrachten. Den 21 einwandfrei identifizierten Faltern stehen wesentlich mehr Falter gegenüber, die nur dieser Ähnlichkeitsgruppe (die auch noch andere Arten dort umfaßt, z.B. *Neruda aoede*), nicht aber einer bestimmten Art zugeordnet werden konnten.

Insgesamt läßt sich sagen, daß das Verhalten des Artenpaares durchaus von Ort zu Ort variierte, an den einzelnen Orten jedoch ließen sich die Arten nicht an ihrem Verhalten unterscheiden.

Ein für aposematisch gefärbte Arten durchaus bemerkenswertes Flugverhalten konnte auch bei anderen Vertretern der Gattung *Heliconius* registriert werden. Die Art *Heliconius clysonymus* konnte in Westecuador in der Unterart *hygiana* (s. Abb. 8.28) an zwei Orten angetroffen werden. Bei Mindo (nordwestlich von Quito) flogen Exemplare dieser Art wie typische Heliconier langsam und wenig scheu, bei Buenaventura (Piñas) jedoch wurden pro Beobachtungstag höchstens ein bis zwei Exemplare registriert, die lange Zeit artlich überhaupt nicht zugeordnet werden konnten, da sie derart ungewöhnlich schnell und irregulär flogen, daß man lediglich das Vorbeihuschen irgendeines mit den Augen schlecht zu verfolgenden Falters bemerkte.

Ähnliches läßt sich für die Art *Heliconius hecalesia eximius* aus Santo Domingo sagen (Abb. 8.28, letzte Reihe, rechts). Sie ist aposematisch gefärbt wie andere Heliconier, sieht aber keiner anderen dort fliegenden Art sehr ähnlich, so daß man sie – auch im Flug – relativ mühelos identifizieren kann. Sie ist selten, fliegt schneller als andere Heliconier, ist viel scheuer und nicht leicht zu fangen, entfernt sich bei Beunruhigung unverzüglich und weicht Attacken geschickt aus, um dann rasch zu entfliehen.

Am Río Topo trat die Art *Heliconius clysonymus* in der Unterart *clysonymus* (Nominatform) als Mitglied eines Müllerschen Mimikryringes zusammen mit den beiden Arten *Heliconius telesiphe* und *Podotricha telesiphe* auf, die vielerorts streng sympatrisch auftreten mit entsprechenden Formen im Süden (vgl. Abb. 8.28, 1. Reihe) und im Norden Ecuadors (vgl. Abb. 8.28, 2. Reihe). *Heliconius clysonymus clysonymus* trägt zwar das Rot auf den Hinter- und das Gelb auf den Vorderflügeln im Gegensatz zu den beiden anderen Arten des Müllerschen Ringes, was aber im Flug merkwürdigerweise nicht besonders auffällt. Die Situation erinnert durchaus an die am selben Ort fliegenden Unterarten von *Heliconius erato* und *Heliconius melpomene* (vgl. Abb. 8.27, 2. Reihe), bei denen auch im rotweißen Fleck der Vorderflügel das Rot bei *Heliconius erato notabilis* zum Innenrand, bei *Heliconius melpomene plesseni* hingegen zum Vorderrand weist.

Diskussion:

Turner (1988) stellt in seiner Abhandlung überzeugend dar, daß in einem Müllerschen Ring die stärkere Art die schwächere 'vereinnahmt', d.h. die schwächere Müllersche Art wird der stärkeren ähnlich. Dem ist ohne weiteres zuzustimmen. Die Bemerkung allerdings, *H. melpomene* sei wohl bei dem infrage stehenden Artenpaar die stärkere Art, könnte jedoch dem falschen Schluß Vorschub leisten, *H. erato* hätte sich immer und überall *H. melpomene* angenähert.

Zwei Bemerkungen sind hier zu machen:

1. Das Häufigkeitsverhältnis der beiden Arten schwankt an den verschiedenen Beobachtungsorten und tat das möglicherweise auch in der Vergangenheit, als sich während der Eiszeiten in den Restwaldgebieten Südamerikas diese Rassen und Formen ausbildeten (Turner 1988). In Gebieten, wo die "schwächere" Art dominiert und die stärkere Art selten ist (z.B. bei Piñas, aber auch in Costa Rica nach DeVries 1987 und Mallet & Gilbert 1995) profitiert die seltene – wenn auch ungenießbarere Art – von

ihrer Ähnlichkeit mit der häufigeren – wenn auch weniger giftigen –, der Nutzen, den die häufigere Art aus der Ähnlichkeit zu der selteneren zieht, ist aber umso geringer, je rarer die seltene Art auftritt. In diesem Fall ist wohl eher ein "Aufsaugen" der seltenen Art durch die häufige zu erwarten als umgekehrt. Die These, beide Arten seien jeweils in den Restwaldrefugien während der Eiszeiten immer zum jeweils häufigsten Vorbildring konvergiert (TURNER 1984a), kann dahingehend modifiziert werden, daß mitunter wohl auch die beiden Arten allein den Ring bildeten mit unterschiedlichen Häufigkeiten der beiden Arten je nach Gebiet. Sehr zahlreich im Vergleich zu anderen Arten der Gattung *Heliconius* nämlich treten diese beiden Arten, vor allem *H. erato*, in vielen Gebieten auf.

2. Es ist nicht wahrscheinlich, daß zwei Arten, die von Mittelamerika bis zum nördlichen Argentinien verbreitet sind, überall gleich genießbar sind, was allerdings genauer untersucht werden müßte. Die Tatsache, daß bei den Arten schon auf Trinidad mehrere artverschiedene Futterpflanzen festgestellt wurden (OWEN 1971), stützt jedenfalls diese These. Ein Einfluß der Futterpflanzen auf die Giftigkeit der Falter konnte bei vielen Arten festgestellt werden (vgl. Kap. 1.6).

So ist nicht auszuschließen, daß in Abhängigkeit vom Ort, vielleicht auch in Abhängigkeit von der Zeit, zum Teil *H. erato* gegen *H. melpomene* konvergierte, zum Teil aber auch die letztgenannte Art gegen die erstgenannte. Besseren Schutz genießt diejenige Art eines Müllerschen Ringes, die häufiger ist bzw. "scheußlicher" schmeckt (DIXEY 1909). Diese Art konvergiert dann langsamer oder gar nicht gegen die seltenere bzw. weniger ungenießbare (FISHER 1930). Das wurde z.B. für die weniger giftige *Amata phegea* nachgewiesen, zu der hin die giftigere, aber seltenere Art *Zygaena ephialtes* konvergierte (SBORDINI et al. 1979). Insofern ist die Aussage von TURNER (1988), nur die besser geschützte Art kann die weniger gut geschützte Art vereinnahmen, in der Richtung zu verstehen, daß ein besserer Schutz nicht nur durch größere Giftigkeit, sondern auch durch große Individuenzahlen erreicht werden kann. Normalerweise jedoch profitiert die schwächer giftige Art eines Müllerschen Ringes mehr von der Ähnlichkeit zur giftigeren als umgekehrt (TURNER et al. 1984).

Das bei aposematischen Arten wohl nicht sehr verbreitete Verhalten, wie es Unterarten von *H. erato* und *H. melpomene* bei Puerto Napo zeigen (also eine Kombination aus langsamem, richtungswechselarmen Flug und geschicktem Ausweichen bei Attacken mit anschließender rascher Flucht), ist möglicherweise eine Anpassung an Freßfeinde, die diesen Arten dort nachstellen und sie – trotz ihrer Giftigkeit – wenigstens in gewissem Umfang dezimieren können. Vielleicht sind auch beide Arten dort nicht sonderlich giftig, oder es enthält nur ein Teil der Individuen für den Schutz ausreichend viel Gift, wie es z.B. für *Danaus plexippus* zutrifft (BROWER 1988b).

Jedenfalls ist anzunehmen, daß schwierig zu erbeutende, wenig attraktive Nahrung vor Nachstellungen wesentlicher sicherer ist, als wenn sie jederzeit zur Verfügung stünde und die Freßfeinde immer auf sie in Ermangelung begehrenswerterer Beute zurückgreifen könnten.

Wie sehr auch aposematisch gefärbte, als relativ ungenießbar geltende Arten in gewissen Gegenden unter Druck geraten können, zeigen die Arten *Heliconius clysonymus* (ssp. *hygiana*) und *Heliconius hecalesia* (ssp. *eximius* im westlichen Ecuador. Eine seltene warngefärbte Art genießt weniger Schutz als eine häufige (TURNER 1984b). Die Art *Heliconius clysonymus hygiana* ist bei Piñas trotz Warntracht im Flug getarnt, was an ihrer ungewöhnlich rasanten Flugweise liegt. Vergleichbares berichten auch PAPAGEORGIS (1975) und ENDLER (1978). Der Schutz, der seltenen geschützten aposematischen Arten dadurch zukommt, daß Vögel vorsichtig sind im Ausprobieren solcher Arten (BROWER 1984), kann wohl nicht allzu groß sein.

Man kann annehmen, daß für seltene ungenießbare, aposematisch gefärbte Arten, die nicht zusammen mit häufigeren ungenießbaren Arten gleicher Färbung auftreten, in Abhängigkeit von ihrer Giftigkeit bzw. ihres schlechten Geschmacks ein Häufigkeitsschwellenwert existieren muß, unterhalb dessen die auffällige Warntracht verbunden mit langsamer, richtungswechselarmer Flugweise von der Selektion nicht mehr begünstigt wird.

Mögliche Reaktionen einer aposematischen Art auf eine solche für sie ungünstige Situation sind: Scheueres Verhalten, schneller Flug mit häufigen Richtungswechseln und geschicktes Ausweichen bei Attacken.

Es ist schwer zu erklären, wie sich z.B. bei kryptisch gefärbten Arten, die im Laufe der Stammesgeschichte giftig geworden sind, eine Warntracht ausbilden kann. Entsteht durch Mutation bei einigen Individuen einer Population eine auffällige Färbung, so sind sie unter kryptischen Artgenossen stark gefährdet. Der Altruismus der Träger der Warntracht wird durch Gruppenselektion erklärt (HALDANE 1955, CHARLESWORTH 1978, GRAFEN 1985, BROWER 1988) und dadurch, daß sich die aposematischen

Individuen untereinander bevorzugt paaren (QUELLER 1984, TURNER et al. 1984, NUNNEY 1985).

Eine weitere Erklärungsmöglichkeit, wie sich eine auffällige Warnfärbung entwickelt, könnte sein: Die Falter einer genießbaren Art sind bereits relativ auffällig, fliegen aber richtungswechselreich und schnell. Später wird die Art ungenießbar und behält die auffällige Färbung bei bzw. verändert sie nach und nach etwas, so daß die Falter im langsamen Flug noch auffälliger werden.

Es ist vorstellbar, daß eine aposematische Art mitunter auch Gegenden besiedelt, wo andere ungenießbare Arten gleicher Färbung fehlen. Wenn die Lebensbedingungen für die aposematische Art dann auch noch so sind, daß sie nur in geringer Zahl dort auftreten kann, gereicht ihr die Warntracht eher zum Nachteil, und die scheueren Falter, die schnell und richtungswechselreich – also untypisch für aposematische Arten – fliegen, können ihr Erbgut eher weitergeben, was im Laufe der Zeit zu jenen merkwürdigen Populationen aposematischer Arten führen mag.

Natürlich könnte auch mangelnde Giftigkeit der aposematischen Art in einer bestimmten Gegend – eventuell aufgrund des Fehlens entsprechender Futterpflanzen – Ursache für solche Entwicklungen sein.

4.4.2.3. *Heliconius erato* und *Eresia lansdorfi* in den argentinischen und brasilianischen Wäldern um die Wasserfälle des Iguazú (Abb. 8.26, rechte Spalte; mit Diskussion)

In der Zeit vom 23.12.1993 bis zum 29.12.1993 wurden in den Wäldern um die Wasserfälle des Iguazú auf der argentinischen und brasilianischen Seite jeden Tag fünf Stunden lang Falter der Art *Heliconius erato* und der ihr ähnlichen Art *Eresia lansdorfi* gezählt. Es ergab sich das Zahlenverhältnis der Tabelle 4.13.

Ein Exemplar von *E. lansdorfi* ist in präpariertem Zustand leicht von einem Falter der Art *H. erato* zu unterscheiden (vgl. Abb. 8.26, rechte Spalte). Weder Größe noch Flügelform von Sammlungsexemplaren von *E. lansdorfi* und *H. erato* stimmen überein, die Färbung und Zeichung der Flügelober- wie -unterseiten scheint nur oberflächlich ähnlich. *E. lansdorfi* hat allerdings innerhalb der Gattung *Eresia* auffällig schmale und lange, also heliconierartige Flügel. In der Natur stellt sich die Situation ganz anders dar. Fliegt ein Falter der Art *E. lansdorfi* langsam wie *H. erato* dicht über dem Erdreich bzw. der Vegetation, so ist es ausgesprochen schwierig, ihn von der häufiger auftretenden Art *H. erato* zu unterscheiden. Erst längeres Hinsehen läßt in einem möglicherweise den Verdacht aufkommen, es könnte sich um die seltenere Art handeln. Sicherheit allerdings kann man, solange der Falter fliegt, kaum erlangen, erst wenn er sich z.B. an eine Blüte setzt, um Nektar zu saugen, kann eine genauere Inspektion Klarheit schaffen. Weder die geringe Größe noch die kantigere Flügelform sind beim fliegenden Falter als Unterscheidungsmerkmale tauglich: Auch von der Art *H. erato* treten kleinere Exemplare auf. Da die kleineren Exemplare meist abgeflattert, die größeren überwiegend frisch waren, ist es wahrscheinlich, daß die Frühjahrsgenerationen kleiner ausfallen als die Sommergenerationen. Die gelben und roten Färbungselemente sind bei beiden Arten etwa gleich groß und absolut gemessen gleich weit vom Körper entfernt. Es verbleiben zwar bei der kleineren Art *E. lansdorfi* weniger dunkle Flächen im Außenbereich der Flügel – dazu noch eckig begrenzt –, was im Flug allerdings nicht zu bemerken ist. Ebenso bieten die unscheinbar gefärbten Unterseiten beider Arten keine Unterscheidungsmerkmale, die noch erkennbar wären, wenn die Flügel in Bewegung sind. Fliegt *H. erato*, so erzeugen die Vorderflügelenden ein charakteristisches "Flimmern", das vom Nachahmer offensichtlich gut imitiert wird.

Somit liefern diese beiden Arten ein Musterbeispiel dafür, daß derselbe Farbeindruck im Flug, nämlich große leuchtend rote Flecken und ebenso auffällige, aber schmälere gelbe Streifen zwischen dunklen

Tab. 4.13. Häufigkeit des Auftretens der Arten *Heliconius erato* und *Eresia lansdorfi* in den argentinischen und brasilianischen Wäldern um die Wasserfälle des Iguazú vom 23. bis 29.12.1993

Art	Anzahl
Heliconius erato phyllis *	161
Eresia lansdorfi	6

* Es ist nicht auszuschließen – wenn auch sehr unwahrscheinlich –, daß einige wenige Falter der Art *Heliconius besckei* mitgezählt wurden. Jedoch konnten 105 der 161 registrierten Falter genau klassifiziert werden: Es handelte sich ausschließlich um Vertreter der Art *Heliconius erato phyllis*. *Heliconius besckei* fliegt normalerweise in höheren Lagen (HOLZINGER 1994).

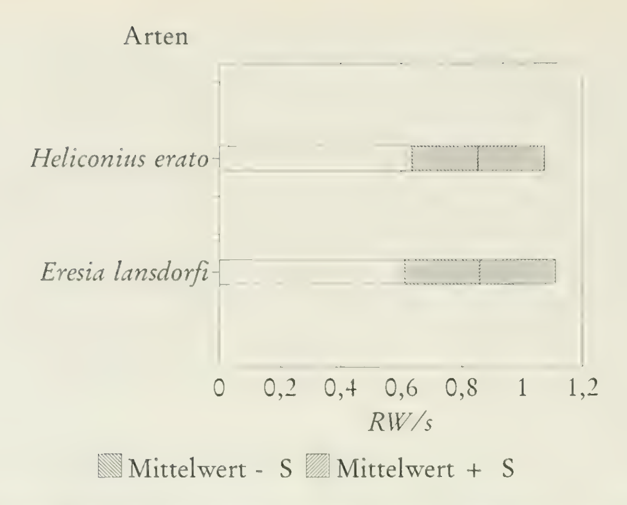


Abb. 4.14. Durchschnittliche Häufigkeit des Flugrichtungswechsels pro Sekunde einiger, soweit feststellbar, nicht erschreckter bzw. balzender Falter der beiden genannten Arten in den Wäldern um die Wasserfälle des Iguazú (argentinische und brasilianische Seite). *RW/s*: Mittelwert der Richtungswechsel pro Sekunde, S: zugehörige Standardabweichung

Flügelanteilen, die nicht weiter die Aufmerksamkeit des Betrachters auf sich ziehen und auch nicht besonders auffällig sind, auf ziemlich unterschiedliche Weise erzeugt werden kann. Ganz frische Exemplare von *H. erato* mögen ein etwas leuchtenderes Rot und Gelb als der Nachahmer besitzen. Anders als bei Arten mit einem kräftigen Schwarz, z.B. bei vielen *Parides*arten, erzeugen die dunklen Flächen der beiden Arten eher nur einen bräunlichen Ton während des Fluges, der nicht gut mit dem Hintergund kontrastiert.

Heliconius erato ändert relativ selten die Flugrichtung pro Sekunde ($\mu \leq 0{,}99$, $\sigma \leq 0{,}36$ auf dem Konfidenzniveau $P = 99{,}9$ %). Die von der selteneren Art *E. lansdorfi* ermittelten Werte ergeben nach dem *t*-Test von STUDENT bezüglich des Mittelwerts keine signifikante Abweichung: $df = 17$, $t \approx 0{,}194$, $1 - F_{0}(t) \approx 42{,}4$ %.

Diskussion:

Heliconius erato phyllis ist mehr oder weniger ungenießbar.

Eresia lansdorfi erfüllt fast alle Voraussetzungen für einen Batesschen Nachahmer: Die Art trat – zumindest im Beobachtungszeitraum an den Beobachtungsorten – wesentlich seltener auf als das Vorbild, von dem es sich fliegend weder im Aussehen noch im Verhalten unterscheiden ließ. Auf unterschiedliche Größe achten Vögel wahrscheinlich weniger als der Mensch (vgl. die Reaktion der Dajaldrosseln auf das *Papilio memnon* ♀ (Kap. 4.4.1.1) und BROWER et al. 1971).

Eresia lansdorfi scheint in Santos und Rio (SEITZ 1924) ihr Häufigkeitsmaximum dann zu erreichen, wenn die Art *Heliconius erato phyllis* im Januar und Februar verhältnismäßig selten wird. Dazu paßt auch, daß sie eher einem abgeflogenen, verblaßten Exemplar des Vorbildes ähnelt.

Die Gattung *Eresia* hat eine große Vielfalt im äußeren Erscheinungsbild sehr unterschiedlicher Arten hervorgebracht, zu denen man wohl in den meisten Fällen sympatrische ungenießbare Vorbilder finden

Tab. 4.14. Durchschnittliche Häufigkeit des Flugrichtungswechsels pro Sekunde einiger, soweit feststellbar, nicht erschreckter bzw. balzender Falter der beiden genannten Arten in den Wäldern um die Wasserfälle des Iguazú (argentinische und brasilianische Seite). *RW/s*: Mittelwert der Richtungswechsel pro Sekunde. n_{RW}: Stichprobenumfang, *S*: zugehörige Standardabweichung

Art	*RW/s*	*S*	n_{RW}
Heliconius erato phyllis	85	22	29
Eresia lansdorfi	87	25	7

kann. Viele Arten der Gattung sind außerdem so verwirrend polymorph, daß oft nomenklatorische Unsicherheit bezüglich der Artzugehörigkeiten herrscht.

Was fehlt, sind umfassende Untersuchungen, ob Arten der Gattung *Eresia* für Vögel genießbar sind oder nicht, doch sprechen einige Fakten dafür. Die Tatsache, daß CHAI (1986) einem seiner beiden Vögeln der Art *Galbula ruficauda* ein einziges Exemplar der Art *Eresia eutropia* anbot, das dieser verschmähte, soll nicht für allzu aussagekräftig erachtet werden, da diese Art ungenießbaren Vorbildern (z.B. Ithomiinae) ähnlich sieht (DEVRIES 1987) und CHAI's Vögel Vorerfahrungen besaßen.

Es nimmt nicht allzu sehr Wunder, daß Falter in schnellem Fluge sich ähnlich sehen können, die im präparierten Zustand leicht zu unterscheiden sind (vgl. Kap. 1.1). *Eresia lansdorfi* zeigt aber, daß sogar langsam fliegende Falter, die während des Fluges nicht oft die Richtung wechseln, einer anderen Art (*Heliconius erato phyllis*) im Flug extrem ähnlich sehen, im präparierten Zustand aber eine ganze Reihe von Unterscheidungsmerkmalen aufweisen können. Die Tatsache, daß das Vorbild wesentlich häufiger als der Nachahmer in diesem Fall zu sein scheint, fördert sicher die Verwechslung des Nachahmers mit dem Vorbild, da ein Vogel wohl irgendwann einmal dem häufigen Vorbild keine Beachtung mehr schenkt und damit umso leichter den selteneren Nachahmer übersieht, da er ja zur Unterscheidung auf geringfügige Unterschiede (im Flug!) achten müßte. Dieser Mimikryfall zeigt ganz deutlich, daß die Arbeit mit Museumsexemplaren zur Auffindung von mimetischen Systemen immer nur ein erster Schritt sein kann, die entsprechenden Freilandbeobachtungen jedoch unerläßlich sind. So zeigt auch WALDBAUER (1988), daß Dipteren, die Hymenopteren nachahmen, ebenfalls dasselbe Aussehen auf verschiedene Weise erreichen.

D'ABRERA (1987a) berichtet von den Schwierigkeiten, den Arten bzw. Formen der Gattung *Eresia* Vorbilder zuzuordnen. Zwei Punkte sind hierbei jedoch zu beachten:

- Zum einen ist die Ähnlichkeit im Flug weit bedeutsamer als im präparierten Zustand, über die nur Beobachtungen fliegender Falter Aufschluß geben können.

- Zum anderen erscheint die Feststellung, daß nur die Müllersche Mimikry ungenau sein kann, die Batessche niemals (COTT 1940), nicht zwingend. Hängt sich nämlich ein Batesscher Nachahmer an einen Müllerschen Mimikryring an, ist für ihn die Ähnlichkeit zu vielen Vertretern des Ringes nützlicher als nur zu einem (vgl. auch z.B. Kap. 4.4.2.1). Speziell zur Art *Eresia lansdorfi* läßt sich sagen: Auch ein seltener Batesscher Nachahmer braucht einem einzigen häufigen ungenießbaren Vorbild nicht perfekt ähnlich zu sehen, da ja Vögel alsbald ihr Interesse an diesen Faltern verlieren und der Ähnlichkeitsgruppe kaum noch Beachtung schenken.

Sollte *Eresia lansdorfi* tatsächlich ungenießbar sein, so ist anzunehmen, daß sie seltener als *Heliconius erato* ist, deshalb viel stärker von der Ähnlichkeit profitiert als die häufige Art, so daß das Müllersche System einem Batesschen recht ähnlich wird, weshalb sich dann eine gänzlich neue Interpretation der Beziehung erübrigt.

4.4.2.4. *Heliconius erato* und *Adelpha isis* in den argentinischen und brasilianischen Wäldern um die Wasserfälle des Iguazú, *Adelpha lara* und ähnliche Arten im südlichen Ecuador (Abb. 8.29; mit Diskussion)

Adelpha isis (Nympalinae) konnte in der Zeit vom 23.12.1993 bis zum 29.12.1993 in den Wäldern um die Wasserfälle des Iguazú wesentlich seltener als die Art *Heliconius erato* beobachtet werden. 161 beobachteten Faltern der Art *Heliconius erato* (Heliconiinae) stehen nur drei registrierte Falter jener Art gegenüber.

Was hat die Nympalinenart mit dem Heliconier gemeinsam? Nun, das rote Querband auf den Vorderflügeln ähnelt in Lage und Farbton (leuchtend) sehr dem roten Band von *Heliconius erato*. Der Rest der Flügel ist beim Nymphalinen dunkelbraun gefärbt, bei *Heliconius erato* sind ebenfalls die Flügel überwiegend von vergleichbar dunklem Ton. *Adelpha isis* fliegt ähnlich langsam wie *Heliconius erato* und zeigt dabei sein leuchtendes Rot. Er tritt an denselben Stellen auf, wo man auch das Vorbild findet.

Weitere Gemeinsamkeiten konnten nicht festgestellt werden, sehr wohl aber eine ganze Reihe von Unterschieden:

Adelpha isis hat keine so langen Flügel wie der Heliconier, es fehlen ihm die gelben Streifen, er besucht keine Blüten wie sein Vorbild, sitzt aber nicht selten am Boden und saugt an tierischen Exkrementen, was vom Heliconier nicht berichtet wird (DEVRIES 1987).

Vom Verhalten her paßt die *Adelpha*art sehr gut zu seinen nahen Verwandten. Die männlichen Falter sitzen gerne auf Blättern und brechen von dort von Zeit zu Zeit auf, um eine Runde zu fliegen. Mehrmals kehren sie zum Ausgangspunkt zurück, um dann zu einer etwas entfernteren Warte zu fliegen, von wo aus sie ebenfalls zu Rundflügen starten. Ihr Flug ist nicht besonders schnell, mit verhältnismäßig wenigen Richtungswechseln. Attackiert jedoch weichen die Falter geschickt aus, was an andere Nymphalinenverwandte aus dem Tribus Limenitini erinnert (vgl. auch Kap. 4.1.3).

Während das Rot von *Adelpha isis* genau so leuchtet wie das von *Heliconius erato*, paßt das Rot der Art *Adelpha lara*, die im südlichen Ecuador auftrat, hingegen recht gut zu dem Rosafarbton von *Actinote diceus* (Acraeinae, vgl. Abb. 8.29), aber auch zu den beiden Heliconierarten *Podotricha telesiphe* und *Heliconius telesiphe* (vgl. Abb. 8.28). *Adelpha lara* scheint ebenfalls nicht häufig zwischen den zeitweise recht zahlreich auftretenden Vorbildern angetroffen werden können. So konnte am 26.7.1992 bei Valladolid (Ecuador, Provinz Loja, südlich von Loja, nahe der peruanischen Grenze, auf 1700 m über NN) ein einziges Exemplar der Art *Adelpha lara* registriert werden, aber 52 Falter der Art *Heliconius telesiphe*, 9 der Art *Podotricha telesiphe* und 45 der Art *Actinote diceus* neben anderen ähnlichen Faltern.

Es scheint jedoch, daß *Adelpha lara* sich sitzend wenig von den Männchen der Art *Actinote diceus* (Acraeinae) abhebt, im Flug allerdings deutlicher von dieser Acraeinenart wie auch von *Heliconius telesiphe* und *Podotricha telesiphe* unterscheidet als *Adelpha isis* von *Heliconius erato*.

Diskussion:

Es handelt sich bei *Adelpha isis* sehr wahrscheinlich um eine genießbare Art, da alle 6 *Adelpha*arten, die CHAI (1986) testete, von seinen beiden Testvögeln (*Galbula ruficauda*) bereitwillig gefressen wurden. Es ist anzunehmen, daß ihr die partielle Ähnlichkeit mit dem ungenießbaren Heliconier einen Teilschutz verleiht.

Zur Begründung läßt sich anführen:

- Der häufige Heliconier (*Heliconius erato phyllis*) beeinflußt vermutlich insektenfressende Vögel schnell dahingehend, daß sie ihr Interesse an ihm gänzlich verlieren und die auffälligen, langsam fliegenden Falter dieser Art nicht mehr beachten. Damit ist zu erwarten, daß ein schwarzroter *Adelpha*falter beim Freßfeind nicht immer die Zuwendung erfährt, die nötig wäre, um die Unterschiede zu bemerken.
- Die Art *Adelpha isis* weicht zusammen mit der Art *Adelpha lara* von den anderen, zum großen Teil einander sehr ähnlichen *Adelpha*arten stark ab und besitzt ein rotes, kein orangebraunes Querband auf den Vorderflügeln wie viele andere *Adelpha*arten (vgl. Abb. 8.29).
- Es läßt sich kaum mit Zufall erklären, daß Arten einer Gattung von den anderen, ziemlich uniform gefärbten Arten der Gattung deutlich abweichen und sich jeweils im selben Biotop fliegenden Vorbildern (ungenießbaren Faltern) teilweise angleichen.
- Der Nachahmer geht kein besonders Risiko ein, wenn er ähnlich langsam fliegt wie das Vorbild, da er wie alle *Adelpha*arten Attacken recht geschickt ausweichen kann.

Der Teilschutz, den der Nachahmer genießt, ist umso größer, je seltener er und je häufiger das Vorbild ist. Beide *Adelpha*arten (*A. isis* und *A. lara*) scheinen in der Regel weder an bestimmten Orten noch zu bestimmten Zeiten besonders häufig aufzutreten. Gerade seltenere Arten bedürfen eines Schutzes mehr als häufigere, da sie eher Gefahr laufen können, ausgerottet zu werden. So berichtet auch OWEN (1971), daß gerade extrem seltene Lycaeniden fast ausschließlich mimetisch sind.

Wenn COTT (1940) fordert, daß bei Batesscher Mimikry die Ähnlickeit immer besonders genau sein muß, so zeigt dieses Beispiel ganz klar, daß es Ausnahmen von der Regel gibt: Die unvollkommene Ähnlichkeit bietet nur einen Teilschutz, der dadurch gewonnene Vorteil scheint die denkbaren Nachteile zu überwiegen. Die Vorfahren dieser beiden Arten waren sicher ähnlich wie die meisten anderen *Adelpha*arten auf der Oberseite ohnehin nicht kryptisch gefärbt. Zu einer Vervollkommnung der Ähnlichkeit zu den Vorbildern kam es noch nicht, möglicherweise aufgrund der sozialen Bedeutung der Färbung.

Daß bei unvollkommener Ähnlichkeit Vögel teilweise mit den ungenießbaren Vorbildern auch die unvollkommenen Nachahmer verschmähen, haben BROWER, ALCOCK und BROWER (1971) nachgewiesen, und zwar für *Heliconius erato* und *Anartia amathea* aus Trinidad. *Anartia amathea* scheint genießbar, *Heliconius erato* ist wohl ziemlich ungenießbar. Die von BROWER et al. (1971) durchgeführten Experimente zeigen

sehr gut, daß Vögel durchaus genießbare Falter als Nahrung ablehnen, die sie bei genauerem Hinsehen von den ungenießbaren Vorbildern unterscheiden können müßten.

Jedoch sollte man die Situation in der Natur genauer untersuchen: Die Art *Anartia amathea* tritt in Ecuador recht häufig auf; allerdings ist es möglich, diese Art auf den ersten Blick vom Vorbild zu unterscheiden. Vögel dürften Vorbild und Nachahmer ebenfalls unterscheiden lernen. Die Tatsache, daß die Art *Anartia amathea* in vom Menschen zerstörten Gebieten oft massenhaft vorkommt, in naturbelassen Biotopen seltener auftritt, mag auch noch dazu beigetragen haben, daß ein zu einer früheren Zeit funktionierener Teilschutz mittlerweile verlorenging.

Die Existenz unvollkommener Mimikry, die nur einen Teilschutz gewährt, läßt die Denkmöglichkeit zu, daß sich Batessche Mimikry auch in kleineren Schritten entwickeln kann. Vielleicht muß man nicht unbedingt immer eine Makromutation fordern, die den Nachahmer dem Vorbild bereits recht ähnlich macht, während dann durch Mikromutationen diese Ähnlichkeit noch verfeinert wird (TURNER 1984a).

Die Art *Vanessa myrinna* hingegen (vgl. Abb. 8.29) war bei Valladolid (Ecuador) weder im Flug noch im Aussehen von der viel häufigeren Art *Anartia amathea* leicht zu unterscheiden. Da beide Arten sehr wahrscheinlich genießbar sind (CHAI 1986), fragt man sich nach dem Grund dieser Ähnlichkeit.

So wundert sich auch DEVRIES (1987), daß gewisse Riodininae (*Thisbe*) und *Doxocopa*arten (Apaturinae, Nymphalidae, vgl. Abb. 8.29) sich so gut in das häufigste Färbungsmuster der meisten *Adelpha*arten einpassen. Eine plausible Erklärung für diese Ähnlichkeiten von vermutlich genießbaren Arten ist in Kapitel 4.5.1.3 zu finden.

Generell ist zu vermuten, daß der Selektionsdruck auf die genießbaren *Adelpha*arten nicht so groß ist wie auf manch andere Arten. Die Fähigkeit der *Adelpha*arten wie auch anderer Nymphaliden, aber z.B. auch der großen Arten der Gattung *Morpho*, Attacken geschickt auszuweichen, mag eine Ursache dafür sein. Normalerweise gilt sicher (s. oben, COTT 1940), daß ein unvollkommener Batesscher Nachahmer nicht gut die langsame Flugweise eines Vorbildes kopieren kann, ohne Gefahr zu laufen, daß Vögel, die Vorbild und Nachahmer zu unterscheiden gelernt haben, die Nachahmer sehr dezimieren, ein Selektionsnachteil, der den Vorteil der Ähnlichkeit zum ungenießbaren Vorbild überwiegen könnte.

4.4.3. Afrikanische Faltergemeinschaften

4.4.3.1. *Amauris niavius dominicanus* und ähnliche Arten an der kenianischen Küste (*Papilio dardanus tibullus* ♀-f. *hippocoonides*, *Hypolimnas dubius wahlbergi*, *Hypolimnas usambara*, *Euxanthe wakefieldi* ♀; Abb. 8.30; mit Diskussion)

Die in Ostafrikas feuchterem Küstenstreifen bei weitem am häufigste Weibchenform (CARCASSON 1960) *hippocoonides* der Art *Papilio dardanus* sieht im Flug der Danainenart *Amauris niavius* zum Verwechseln ähnlich (Abb. 8.30). Steckt man präparierte Exemplare des Vorbildes und des Nachahmers nebeneinander, so ist die Ähnlichkeit auch ziemlich groß. Vorhandene Differenzen müssen nicht unbedingt im Freiland die Unterscheidung von Vorbild und Nachahmer begünstigen. So fällt z.B. auf, daß der schwarzbraune Hinterrand der Hinterflügel bei *Amauris niavius* zuungunsten des weißen Wurzelfeldes deutlich breiter ist als die schwarze Saumbinde der Hinterflügel der *Papilio dardanus*weibchen der Form *hippocoonides*. Da jedoch die Hinterränder der Hinterflügel von *Amauris niavius* beim Fluge im durchscheinenden Licht hellbraun erscheinen (ähnlich wie bei *Amauris ochlea*, vgl. Abb. 8.31), die schmäleren Saumbinden der Papilionidenweibchen aber schwarz, so ergibt sich im Flug in etwa der gleiche Helligkeitswert im Bereich der Hinterränder der Hinterflügel bei Vorbild und Nachahmer.

In diesem Zusammenhang seien weitere Nachahmer von *Amauris niavius* erwähnt (Abb. 8.30):

Hypolimnas dubius wahlbergi scheint das Vorbild perfekter zu kopieren (WICKLER 1968) als *Hypolimnas usambara*. Doch fällt es wesentlich schwerer, fliegende Falter von *Hypolimnas usambara* von *Amauris niavius*faltern zu unterscheiden als solche der Art *Hypolimnas dubius*. Die Art *Hypolimnas usambara* zeigt nämlich in den Zellen 1b und 2 der Hinterflügeloberseite braunrote Flecke und unten vor dem schmalen schwarzen Saum eine ähnlich gefärbte Bogenbinde. Auch die Vorderflügel sind unten vor der Spitze braunrot. Das Rotbraun von *H. usambara* ist zwar heller als bei *A. niavius*, ergibt aber beim Flug zusammen mit dem Schwarz der Flügelränder einen ähnlichen Braunton wie beim Vorbild. Bei beiden *Hypolimnas*arten ist der schwarze Außenrand schmäler als beim Vorbild, was die Ähnlichkeit im Flug erhöht.

In vergleichbarer Weise ist das Problem bei den Weibchen der Art *Euxanthe wakefieldi* gelöst. Auch diese Weibchen gleichen *Amauris niavius* bzw. ähnlichen *Amauris*arten (z.B. *Amauris ochlea*, s. Abb. 8.30). Die

schwarze Saumbinde der Hinterflügel enthält bei *Euxanthe wakefieldi*weibchen Reihen weißer Punkte, die im Fluge zusammen mit der schwarzen Saumbinde auch in etwa denselben Helligkeitswert im Außenbereich der Hinterflügel erzeugen wie bei den Vorbildern.

Die beiden *Hypolimnas*arten und die Weibchen von *Euxanthe wakefieldi* zeigten sich zu den Beobachtungszeiten, aber auch sonst, an der kenianischen Küste nicht in nennenswerter Häufigkeit. Die Art *Papilio dardanus* hingegen trat zu gewissen Zeiten recht zahlreich in Erscheinung. Wie man Abb. 4.2 (S. 27) entnehmen kann, kommen die mimetischen Weibchen dieser Art in ihrem Flugverhalten dem Vorbild relativ nahe. Es ergibt sich jedenfalls nach dem *t*-Test nach STUDENT kein signifikanter Unterschied zwischen den beiden Mittelwerten von Tab. 10.2 ($df = 11$, $t \approx 1{,}05$, $1-F_{df}(t) \approx 15{,}8\ \%$). Der Flug der Vorbilder (*Amauris niavius*) unterscheidet sich allerdings dadurch, daß er immer wieder längere Segelpartien enthält, während derer die Falter nur ganz langsam absinken.

Die Weibchen von *Papilio dardanus* weichen aber von den Männchen ihrer Art bezüglich des *RW/s*-Wertes signifikant ab, wenn auch nicht sehr:

$df = 5{,}5$, $t \approx 2{,}12$, $1-F_{df}(t) \approx 4{,}97\ \%$.

Andererseits wechseln die Männchen höchst signifikant seltener die Flugrichtung als andere vergleichbare nichtmimetische, genießbare Vertreter der Gattung *Papilio*:

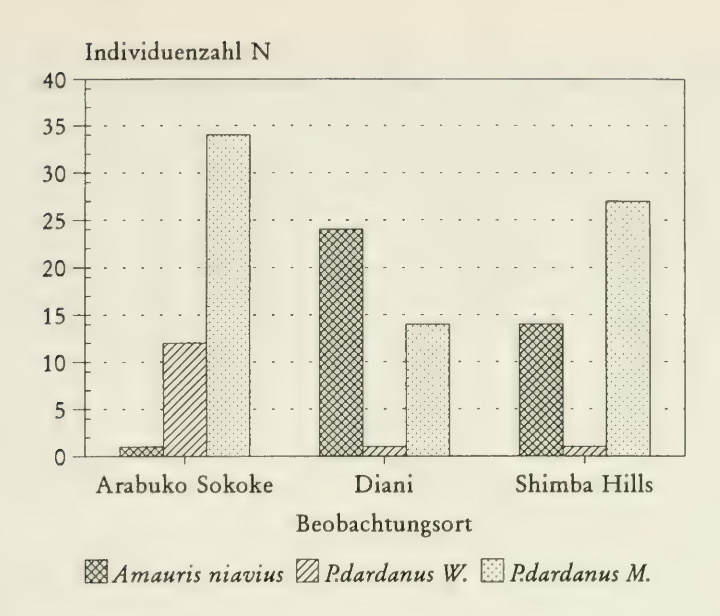
z.B. *Papilio polytes* ♂♂ / *Papilio dardanus* ♂♂: $df = 6$, $t \approx 8{,}71$, $1-F_{df}(t) \approx 0{,}006\ \%$.

Die geschwänzten Männchen der Art *Papilio dardanus* haben einen eigentümlich wackelnden, wellenförmigen Flug und können auch relativ schnell seitlich abschwenken, wenn sie attackiert werden, was ihre Überlebenschancen sicher steigert.

Tabelle 4.15 und Abbildung 4.15 zeigen, daß die Weibchen der Form *hippocoonides* im Süden der

Tab. 4.15. Häufigkeit des Auftretens verschiedener Tagfalterarten an der kenianischen Küste, die schwarz-weiß gefärbt sind oder zumindest schwarz-weiße Formen (meist nur im weiblichen Geschlecht) ausbilden, und mit ihnen durch Geschlechtsdimorphismus verbundene schwarz-rot(braun)e Formen. Die Häufigkeitszahlen der abweichend gefärbten, in der Regel zahlreicher auftretenden Männchen (*) sind lediglich zum Vergleich angegeben. ns: nicht schmackhaft, s: genießbar *: abweichende Färbung

		Arabuko-Sokoke Forest			Diani Beach			Shimba Hills bei Kwale		
		ns	s	*	ns	s	*	ns	s	*
Grundfarbe: schwarz-weiß										
*	*Papilio dardanus* ♂♂			34			14			27
	Papilio dardanus ♀♀		12			1			1	
	Amauris niavius	1			24			14		
*	*Euxanthe wakefieldi* ♂♂			1			0			0
	Amauris ochlea	0			3			278		
	Hypolimnas deceptor		1			0			11	
	Pseudacraea eurytus ♀♀		0			0			4	
	Pseudacraea lucretia schwarz-weiß		3			2			20	
	Acraea satis ♀♀	0			1			3		
	Acraea natalica ♀♀	3			1			0		
*	*Appias epaphia* ♂♂			28			0			0
	Appias epaphia ♀♀		7			1			1	
	Colotis ione ♀-f. *natalensis*		0			1			0	
	Acraea encedon ♀♀	0			0			0		
	Acraea esebria ♀♀	0			0			1		
	Neptis spec. schwarz-weiß		30			11			33	
Grundfarbe: schwarz-rot(braun)										
	Acraea esebria ♂♂	0			0			1		
	Bematistes aganice montana	0			0			3		
	Acraea satis ♂♂	4			1			25		
	Acraea natalica ♂♂	13			8			2		
	Pseudacraea boisduvali		0			0			3	



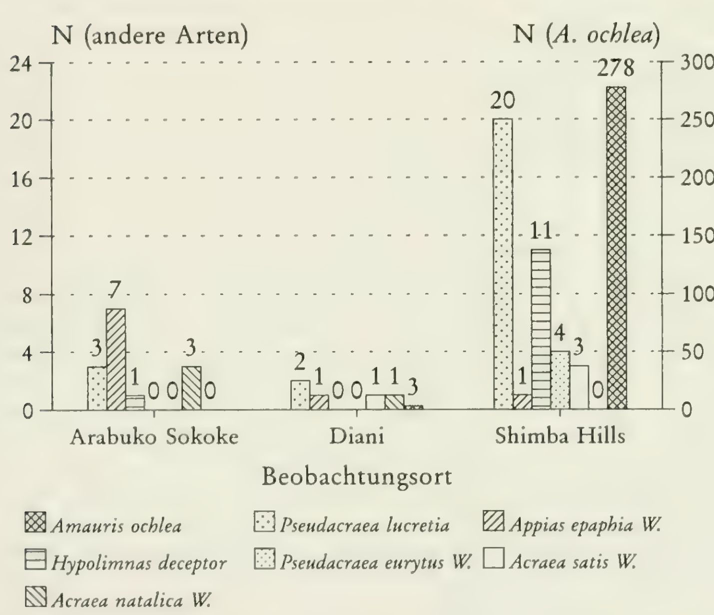


Abb. 4.15. Häufigkeit des Auftretens verschiedener Tagfalterarten an der kenianischen Küste, die schwarz-weiß gefärbt sind oder zumindest schwarz-weiße Formen (meist nur im weiblichen Geschlecht) ausbilden

kenianischen Küste (sowohl bei Diani als auch in den Shimba Hills bei Kwale) zusammen mit ihren Vorbildern, aber jeweils viel seltener auftreten. In dem ausgedehnten Waldgebiet zwischen Malindi und Kilifi jedoch, dem Arabuko-Sokoke-Forest, sind die Nachahmer deutlich häufiger als die Vorbilder. Das deckt sich auch mit Beobachtungen früherer Aufenthalte in diesen Waldgebieten. Nie konnten im Gebiet des Arabuko-Sokoke-Waldes Vorbilder in nenneswerter Anzahl beobachtet werden, wohl aber die Nachahmer in erheblich größeren Mengen als während der vorliegenden Registrierung.

Es fällt auf, daß an Orten und zu Zeiten, da die Weibchen von *Papilio dardanus* häufig auftreten, diese Weibchen sich an Kräutern und Büschen zu Gruppen zusammenfinden (so im Shimba Hills-Park und im

Arabuko-Sokoke-Wald), ein Verhalten, das auch für die Vorbilder charakteristisch ist. Stört man die Ansammlungen von Nachahmern (*Papilio dardanus* ♀♀), so lösen sie sich rasch auf, was für die Vorbilder so nicht gilt.

Amauris niavius und die ihr ähnlichen Arten bzw. Weibchen von Arten (*Hypolimnas dubius*, *Hypolimnas usambara*, *Papilio dardanus* ♀♀, *Euxanthe wakefieldi* ♀♀) stellen eine Gruppe für sich dar, doch ist über die zu *Amauris niavius* nicht unähnliche Art *Amauris ochlea* eine Verbindung zu einem weiteren, ähnlichen Komplex schwarz-weißer Falter erkennbar (vgl. Tab. 4.15, Abb. 4.15, untere Graphik, und Abb. 8.32). Da die Situation hinsichtlich dieser Ähnlichkeitsgruppe ziemlich verwickelt ist (*Amauris ochlea* sondert sich in den Shimba Hills von den anderen Faltern ab, wenn sie zahlreich auftritt, zu gewissen Zeiten und an manchen Orten übertreffen die "Nachahmer" die Vorbilder deutlich an Zahl), soll dieser Komplex – nach Besprechung von Ähnlichkeitsgruppen genießbarer Falter – am Schluß in Kapitel 4.6.5 (S. 101) genauer analysiert werden.

Diskussion:

Amauris niavius und seine Nachahmer zeigen einmal mehr (vgl. auch Kap. 4.4.1.1 und 4.4.2.3), daß große Ähnlichkeit im Flug gegeben sein kann, selbst wenn die Falter in präpariertem Zustand relativ problemlos unterschieden werden können.

Die Tatsache, daß die Weibchen von *Papilio dardanus* ihre Flugrichtung im Durchschnitt pro Zeiteinheit öfter ändern als die Vorbilder, läßt sich möglicherweise dadurch erklären, daß die ausgedehnten Segelpartien ohne Richtungswechsel, bei denen die Vorbilder extrem langsam fliegen und kaum an Flughöhe verlieren, von den schwereren Nachahmern nicht kopiert werden können. Vielleicht spielt auch eine gewisse Angleichung an die nicht ganz so ähnliche Art *Amauris ochlea* eine Rolle.

Der im Vergleich zu anderen Männchen nichtmimetischer *Papilio*arten höchst signifikant kleinere *RW/s*-Wert der *Papilio dardanus*männchen kann ein Zeichen dafür sein, daß diese *Papilio*art von Freßfeinden leichter zu erbeuten ist und daß deshalb auch ein starker Selektionsdruck auf die Weibchen diese Vielfalt von mimetischen Weibchenformen hervorgebracht hat. Er kann aber auch seine Ursache darin haben, daß *Papilio dardanus* zumindest von gewissen Vögeln verschmäht wird, er also wenigstens einen Teilschutz besitzt (Larsen 1991).

Dieser partielle Schutz könnte eine Erklärung dafür bieten, daß sich die auffällige Färbung der Weibchen von *Papilio dardanus* auch in Gebieten erhält, wo die Vorbilder viel seltener zu sein scheinen als die Nachahmer, nämlich im Sokoke-Arabuko-Wald. Natürlich kann man annehmen, daß durch den Einfluß des Menschen die Vorbilder im Sokoke-Arabuko-Wald in den letzten Jahrhunderten seltener und die Nachahmer häufiger wurden. Doch kann es sich durchaus auch um eine ursprüngliche Situation handeln.

Für diesen Fall stellt sich die Frage: Müßte man nicht erwarten, daß im Laufe der Zeit die Weibchenform *hippocoonides* (mit Abstand die häufigste Weibchenform an Kenias Küste) zugunsten anderer Weibchenformen hätte seltener werden oder zumindest wie im Raum um Nairobi die Mimikry hätte zusammenbrechen müssen (Ford 1964), wo eine große Zahl von ungenauen Kopien der Vorbilder (engl. imperfect mimics) unter den Weibchen auftreten. Selbst wenn eine Anpassung an geeignete Vorbilder in diesem Gebiet nicht möglich war, so wäre doch denkbar, daß sich – so wie in der äthiopischen Unterart *antinorii* – eine den Männchen ähnliche Weibchenform durchsetzt anstelle der auffälligen schwarz-weißen ♀-Form.

Zieht man den Selektionsvorteil durch Ähnlichkeit zu genießbaren, nicht näher verwandten Arten mit in Betracht (Erklärung s. Kap. 4.5.1.3), so bietet sich ein weiterer Deutungsansatz. Viele Falter der Ähnlichkeitsgruppe s.l. (*Hypolimnas dubius*, *Hypolimnas deceptor*, *Appias epaphia* ♀♀, *Pseudacraea lucretia* etc., s. Abb. 8.32) treten auch im Arabuko-Sokoke-Wald zu verschiedenen Zeiten in unterschiedlicher Häufigkeit auf, weshalb auch die Weibchenform *hippocoonides* dort Selektionsvorteile besitzen mag (s. Tab. 4.15 und Abb. 4.15). Es mag auch die Nähe von Gebieten mit Vorbildern in ausreichender Zahl eine Rolle spielen.

Der Nutzen für ungenießbare Vorbilder, sich anzusammeln, wurde bereits in Kapitel 4.4.1.2 (Diskussion) erörtert. Für genießbare Nachahmer treffen diese Gründe nur in beschränktem Umfang zu:

Freßfeinde, die bereits unangenehme Erfahrungen mit Ansammlungen wenig schmackhafter Vorbilder gemacht haben, meiden so möglicherweise gleich die ganze Gruppe von Nachahmern. Wird die Gruppe doch attackiert, so ist es unwahrscheinlicher, daß ein einzelnes Mitglied gefressen wird als wenn es sich um ein solitäres Individuum handelt (Hamilton 1971). Doch bleibt die Tatsache bestehen, daß Freßfeinde großen Schaden in solchen Ansammlungen anrichten können, sobald sie von der Existenz solcher Gruppen

genießbarer Falter Kenntnis bekommen haben, was eher für die Richtigkeit der partiellen Ungenießbarkeit der Art *Papilio dardanus* spricht.

4.4.3.2. *Cymothoe beckeri* und *Othroeda planax* (Abb. 8.10; mit Diskussion)

Die Weibchen von *Cymothoe beckeri*, welche im tropischen Regenwald Afrikas vorkommen, sehen einer ebenfalls dort auftretenden Lymantriide (*Othroeda planax*) sehr ähnlich (s. Abb. 8.10). Während eines 14-tägigen Aufenthaltes in Kribi (Kamerun) zum Jahreswechsel 1974/75 wurden zwar mehr Weibchen von *Cymothoe beckeri* (insgesamt 5 Stück) gezählt als Individuen der Art *Othroeda planax* (nur zwei Exemplare), doch sah man die *Cymothoe beckeri*weibchen jeweils nur kurz, wenn sie von einem belaubten Busch aufflogen, in welchem sie zuvor mit zusammengeklappten Flügeln gleich einem welken Blatt gut getarnt saßen. Die Falter von *Othroeda planax* jedoch flogen langsam, teils segelnd, mal höher, mal tiefer in 2 bis 5 m Höhe und konnten lange Zeit an einer lichteren Stelle im Wald beobachtet werden.

Diskussion:

Die Forderung, das Vorbild müsse häufiger auftreten als der Nachahmer, ist dahingehend zu interpretieren, daß ein Freßfeind mit höherer Wahrscheinlichkeit das Vorbild als den Nachahmer attackiert, falls er überhaupt einen Falter dieser Ähnlichkeitsgruppe angreift. Das ist auch gewährleistet, wenn das Vorbild seltener ist als der Nachahmer, dieser aber viel weniger flugaktiv und scheuer ist. Viele Batessche Nachahmer verhalten sich mehr wie kryptische Arten (HUHEEY 1984).

4.5. Typische Fälle konvergenter Farbmusterentwicklungen bei Tagfalterarten, die nicht durch schlechten Geschmack geschützt sind

4.5.1. Ecuadorianische Faltergemeinschaften

4.5.1.1. *Lymanopoda nivea* (Satyrinae) und ähnliche Arten im Andenhochland westlich von Otavalo (Ecuador, Provinz Imbabura; Abb. 8.33; mit Diskussion)

Die Art *Lymanopoda nivea* (Satyrinae) weicht von der Mehrzahl ihrer Verwandten – sowohl innerhalb der Gattung *Lymanopoda* als auch innerhalb der Nymphalidenunterfamilie der Satyrinae – dadurch ab, daß die Falter dieser Art nicht wie die meisten Satyrinen von brauner Grundfarbe sind, sondern schwarz-weiß bzw. dunkelbraun-weiß gefärbt sind und damit äußerlich einem Weißling viel mehr ähneln als einem Satyrinen (vgl. Abb. 8.33). Die Art tritt auf knapp 3000 m Höhe westlich von Otavalo auf (bei Tablachupa, ca. 40 km westlich von Otavalo, in der Nähe der Straße nach Apuela), und zwar an den Ufern der Quebrada San Luis (Stelle 1), deren zugehöriger Bach ganzjährig Wasser führt. Die Ufer des Baches sind bewaldet, die Büsche und Bäume stehen talwärts mit einem großen anschließenden Waldgebiet in Verbindung, das wegen den steil abfallenden Berghängen weitgehend unzugänglich ist. Bachaufwärts, nach Norden zu, ist der Wald bereits an vielen Stellen gelichtet und macht Viehweiden Platz wie auch auf beiden Seiten der Quebrada zwischen Straße und zusammenhängendem Waldgebiet (Stelle 2).

Die Zahlen der Tabelle 4.16 zeigen, daß im Beobachtungszeitraum an Stelle 1 die Satyrinen der Art *Lymanopoda nivea* etwa genau so häufig registriert werden konnten wie die Vertreter der Gattung *Leptophobia* (*L. gonzaga* und *L. penthica*). *Lymanopoda nivea* ist zwar langsam fliegend *Leptophobia gonzaga* ähnlicher (wegen der ausgedehnteren schwarzen Zeichnungselemente), des leuchtenderen Weißes wegen und der mehr bräunlichen als schwarzen Zeichnungselemente der Flügelunterseiten ist die Art jedoch im schnelleren Flug auch von der Art *Leptophobia penthica* kaum zu unterscheiden.

Die genannten Arten flogen einerseits den Bach entlang und entfernten sich nicht sonderlich weit vom Buschwerk der Ufer. An Stelle 2 konnte kein einziges Exemplar festgestellt werden, obwohl sie zur entsprechenden Beobachtungszeit recht häufig am Bach auftraten. Andererseits waren die beiden an Stelle 2 fliegenden *Colias*arten (*C. lesbia* und *C. dimera*) direkt am Bach nur seltene Gäste. Die weißen Falter der Gattungen *Tatochila* bzw. *Leodonta* hingegen waren in recht geringer Zahl an beiden Stellen anzutreffen.

Die beiden *Leptophobia*arten wanderten den Bach entlang und besuchten dann und wann die Blüten

blühender Büsche. Verdüsterte sich der Himmel, so konnte immer wieder beobachtet werden, daß sie sich auf ein Blatt eines Busches setzten, während sich die Falter der Art *Lymanopoda nivea* in Ruhe des öfteren wie viele ihrer Satyrinenverwandten auf die Erde setzten. Sie flogen allerdings meist nicht so dicht über der Erde oder im Gras wie viele ihrer näheren Verwandten. In Ruhe, wenn der Falter mit zusammengeklappten Flügeln auf der Erde sitzt, ist er so gut getarnt wie seine kryptisch gefärbten Verwandten: Das Weiß der sichtbaren Teile der Flügelunterseiten leuchtet nicht, sondern ist mit braunen Schuppen übersät, die dunklen Zeichungselemente braun und unscharf konturiert ('totes Blatt'-Färbung).

Das Flugverhalten der letztgenannten Art ist bemerkenswert. Wie die ihr im Aussehen ähnlichen Pieridenarten *L. gonzaga* und *L. penthica* bewegten sich die Falter dieser Satyrinenart im Zickzackflug vorwärts, der dem der Weißlinge sehr ähnlich ist (vgl. Abb. 4.16). Ein Vergleich der *RW*/*s*-Mittelwerte nach dem *t*-Test nach STUDENT ergibt keine signifikanten Unterschiede:

Leptophobia gonzaga / Leptophobia penthica: $df = 8$, $t \approx 0{,}818$, $1-F_{df}(t) \approx 22$ %
Leptophobia gonzaga / Lymanopoda nivea: $df = 13$, $t \approx 1{,}762$, $1-F_{df}(t) \approx 5{,}1$ %
Leptophobia penthica / Lymanopoda nivea: $df = 12$, $t \approx 1{,}154$, $1-F_{df}(t) \approx 13{,}6$ %
(Mittelwerte und Standardabweichungen bzgl. der *RW*/*s*-Werte siehe Tab. 10.3, S. 182.)

Nichts besonderes für die beiden beteiligten Weißlingsarten, wohl aber für den Satyrinen war es, daß die Falter Hindernisse, z.B. Bambussträucher oder kleinere Bäume, vielfach nicht umflogen, schon gar nicht in das Blattwerk eintauchten, sondern vor ihnen hochstiegen, um dann über ihren Kronen weiterzufliegen. Es ist äußerst schwer, wenn nicht gar ganz unmöglich, die drei Arten zu unterscheiden, wenn sie nicht nahe an einem vorbeifliegen.

Tab. 4.16. Häufigkeit der in verschiedenen Biotopen der Provinz Imbabura (Ecuador) auftretenden Tagfalterarten, wo die Arten *Lymanopoda nivea* (Satyrinae) bzw. *Colias lesbia* und *Colias dimera* (Pieridae) vorkommen. N: Individuenzahl, –: Es erfolgte keine Registrierung, da ohne Relevanz, 0: Es konnte kein Falter dieser Art festgestellt werden.

Stelle 1: Quebrada San Luis (Bach, ca. 40 km westlich von Otavalo, südlich des Weges nach Apuela bei Tablachupa, 2900 m über NN). Der Bach führt immer Wasser. Die Ufer der Quebrada San Luis werden von Bäumen gesäumt, die mit einem großen anschließenden Waldgebiet in Verbindung stehen.

Stelle 2: Auf beiden Seiten der Quebrada zwischen Straße und Wald befinden sich jedoch Viehweiden (=Stelle 2), wo die Arten *Colias lesbia* und *Colias dimera* recht zahlreich auftreten.

Stelle 3: Viehweiden, ca. 6 km südlich von Otavalo, auf 3200 m bis 3400 m über NN

Art, Geschlecht / Beobachtungstage	Stelle 1			Stelle 2		Stelle 3	
	18.9.93	19.9.93	20.9.93	20.8.90	22.8.90	23.8.90	Σ
Grundfarbe: weiß (+ wenig Schwarz)	N	N	N	N	N	N	N
Lymanopoda nivea (Satyrinae)	11	21	11	0	0	0	43
Leptophobia gonzaga	5	8	7	0	0	–	20
Leptophobia penthica	3	6	1	0	0	–	10
Leptophobia gonzaga oder *penthica*	3	8	3	0	0	–	14
Leptophobia gonzaga/*penthica* oder *Lymanopoda nivea*	3	11	11	0	0	–	25
Tatochila sagittata	0	1	0	–	–	–	1
Colias lesbia, helle ♀♀	0	0	1	3	9	8	21
Colias dimera, helle ♀♀	0	0	0	0	3	3	6
andere weiße Falter*	0	2	0	–	–	–	2
Grundfarbe: braun oder gelb	N	N	N	N	N	N	N
braune Satyrinen	17	22	13	–	–	–	52
Dione glycera	1	0	3	–	–	–	4
Colias lesbia ♂♂	0	1	3	35	167	60	266
Colias lesbia ♀♀, Normalform (helle ♀♀ s. oben!)	0	1	1	1	10	2	15
Colias dimera ♂♂	0	1	0	11	132	68	212
Colias dimera ♀♀, Normalform (helle ♀♀ s. oben!)	0	0	0	0	6	4	10
Zerene cesonia ♂♂	0	0	1	0	1	0	2

* Es war nur möglich, sie der Familie der Pieridae zuzuordnen. Es könnte sich z.B. um Vertreter der Art *Leodonta tagaste* oder der Gattung *Tatochila* gehandelt haben.

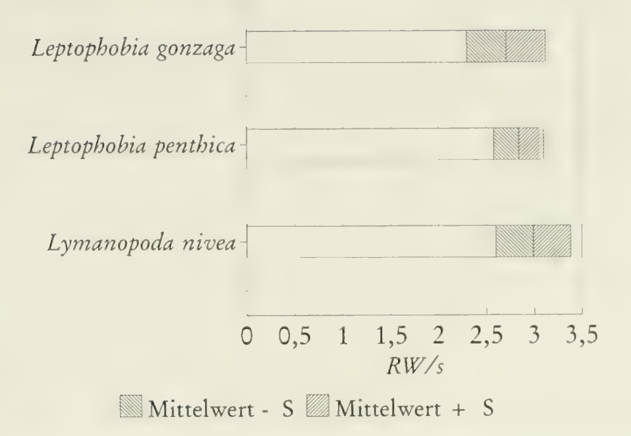


Abb. 4.16. Durchschnittliche Häufigkeit des Flugrichtungswechsels pro Sekunde von *Lymanopoda nivea* und ähnlicher, mit diesem Satyrinen zusammen fliegender Pieriden an der Quebrada San Luis (Bach, ca. 40 km westlich von Otavalo, südlich des Weges nach Apuela bei Tablachupa, 2900 m über NN)

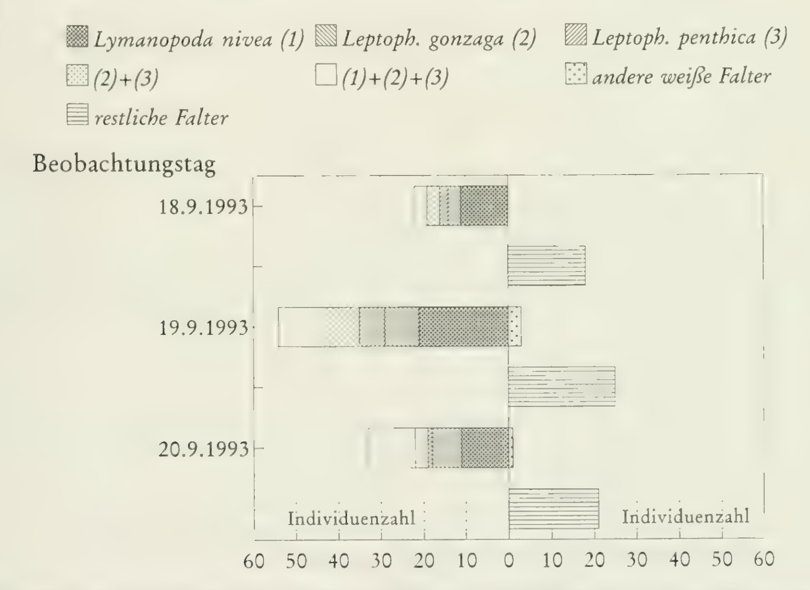


Abb. 4.17. Vergleich der Häufigkeiten von *Lymanopoda nivea, Leptophobia penthica, Leptophobia gonzaga* und anderer Falter an drei aufeinanderfolgenden Tagen an der Quebrada San Luis (Bach, ca. 40 km westlich von Otavalo, südlich des Weges nach Apuela bei Tablachupa, 2900 m über NN) Die drei genannten Arten konnten auf Grund ihrer großen Ähnlichkeit nur z.T. bestimmt werden.

Die Mehrzahl der *Lymanopoda*arten zeigt das charakteristische Braun vieler Satyrinen. Einige Arten dieser Gattung jedoch scheren aus diesem Erscheinungsbild aus und nehmen das Aussehen von Pieriden mit weißer Grundfarbe und schwarzen Zeichnungselementen an. In der Art *Lymanopoda umbratilis* (südl. Peru) kommen sogar braune und weiße Formen nebeneinander vor, was an die Situation bei vielen *Colias*weibchen erinnert. Was die Art *Lymanopoda nivea* anlangt, so sieht sie nicht nur den im selben Gebiet vorkommenden Pieriden der Gattung *Leptophobia* (*L. penthica* und *L. gonzaga*) sehr ähnlich, sondern tritt auch an **exakt** derselben Stelle auf, wo diese Weißlinge fliegen und nähert sich ihnen auch weitgehend im Verhalten.

Abbildung 4.17 zeigt die Häufigkeiten der einzelnen Arten an der Quebrada San Luis an drei aufeinanderfolgenden Tagen. Nach einer längeren Trockenperiode ohne reges Falterleben waren nach etwas Regen viele frische Falter geschlüpft. Die Zahl der beobachtbaren Falter war am zweiten Tag am größten. Ab dem 4. Tag hielt bedeckter Himmel die Falter weitgehend vom Fliegen ab.

Der Satyrine scheint etwas häufiger zu sein als die beiden Pieriden, was sich auch mit Beobachtungen früherer Jahre deckt. Es muß bemerkt werden, daß sich in der Nähe des Gebietes keine vom Menschen angelegte Kohlpflanzungen befanden, die auf die Häufigkeitszahlen der Pieriden (Futterpflanze der Raupen!) hätten Einfluß haben können.

Diskussion:

Die Falter der Gattung *Lymanopoda nivea* sind als Satyrinae mit hoher Wahrscheinlichkeit genießbar (Brower & Brower 1964, Pough & Brower 1977). Über die Genießbarkeit der beiden *Leptophobia*arten ist nichts bekannt. Die Tatsache, daß die Raupen verwandter *Leptophobia*arten sich von Brassicaceae, Tropaeolaceae bzw. Capparidaceae ernähren (DeVries 1987), läßt jedoch die Möglichkeit offen, daß die erwähnten *Leptophobia*arten zu einem gewissen Grad ungenießbar sein könnten. Einer daraus konstruierbaren Hypothese, es handle sich möglicherweise um Batessche Mimikry, widersprechen allerdings gewisse Fakten:

- Der Nachahmer (*Lymanopoda nivea*) wäre häufiger als die Vorbilder (*Leptophobia gonzaga, Leptophobia penthica*), zumindest gemäß der angestellten Beobachtungen in zwei verschiedenen Jahren an der Quebrada San Luis (Otavalo).
- Die Flugweise von Vorbildern und Nachahmern ist typisch für genießbare Falter, nicht aber für ungenießbare Falter und deren Nachahmer.
- Im Beobachtungsgebiet existiert sicher ein nicht unerheblicher Selektionsdruck von seiten der Vögel, vgl. Kap. 4.2.2.
- Es konnten nicht die geringsten Anzeichen dafür entdeckt werden, daß sich die *Leptophobia*arten in irgendeiner Weise von dem Satyrinen absetzen.

Deshalb stellt sich die Frage, ob nicht auch Ähnlichkeit zwischen genießbaren, nicht näher verwandten Schmetterlingsarten für diese Falter von Vorteil sein kann und ob dieses Prinzip im vorliegenden Fall – eventuell nur zum Teil – eine wichtige Rolle spielt. Es soll im Anschluß an das nächste Kapitel (4.5.1.2) ausführlich diskutiert werden (Kap. 4.5.1.3).

4.5.1.2. *Arawacus togarna* (Theclinae, Lycaenidae), *Leucochimona lagora* (Riodininae, Lycanidae) und ähnliche Arten in der westlichen Präkordillere Ecuadors (Abb. 8.34)

Am Rande der Sekundärwaldgebiete am Südufer des Río Toachi (ca. 15 bis 17 km östlich von Santo Domingo de los Colorados, etwa 700 m über NN) trifft man Gruppen kleinerer weißer Falter an, die in präpariertem Zustand alle leicht zu unterscheiden sind, deren Differenzierung im Flug allerdings mehr oder weniger schwierig, ja mitunter sogar unmöglich ist.

Es handelt sich dabei um sechs Arten, die fünf Familien (sechs verschiedenen Unterfamilien) angehören:

Eurema albula (Pieridae), *Tegosa flavida* (Nymphalidae), *Leucochimona lagora* (Riodininae, Lycaenidae), *Arawacus togarna* (Theclinae, Lycaenidae), *Heliopetes chimbo* (Hesperiidae) und *Morphomima albipennaria* (Epiplemidae; s. Abb. 8.34).

Abb. 4.18 zeigt die Häufigkeiten des Flugrichtungswechsels pro Sekunde der Arten im Vergleich. Der relativ hohe empirische Mittelwert der Art *Arawacus togarna* ist für eine Thecline nicht ungewöhnlich. Die ihm im Flug ganz besonders ähnliche Art *Leucochimona lagora* wechselte signifikant seltener pro Sekunde die Flugrichtung (t-Test nach Student: $df = 10$, $t \approx 5{,}17$, $1-F_{df}(t) \approx 0{,}02$ %).

Im präparierten Zustand kann man eine ganze Reihe von Unterscheidungsmerkmalen feststellen: Die Thecline hat nur auf der Unterseite Streifen, die Riodinine oben wie unten, die Thecline hat kleine Schwänzchen, die der Riodinine fehlen, usw. Trotzdem sind beide Arten fliegend kaum zu unterscheiden. Die Schwänzchen von *A. togarna* sind im Flug nicht zu bemerken, der Wechsel der Farbeindrücke, den

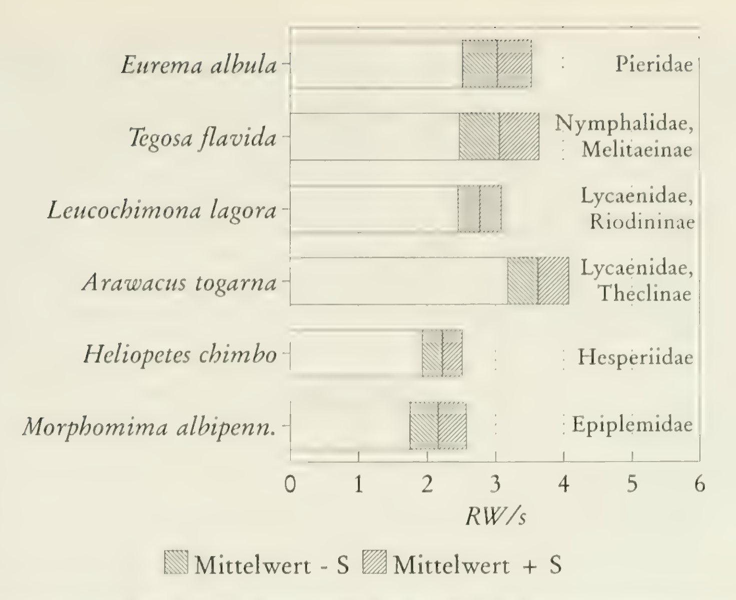


Abb. 4.18. Vergleich der Häufigkeit des Flugrichtungswechsels bei *Arawacus togarna* und ähnlichen Arten in der westlichen Präkordillere Ecuadors (bei Sto. Domingo de los Colorados). Die Mittelwerte wurden aus *RW*/s-Werten von, soweit feststellbar, nicht erschreckten bzw. balzenden Faltern berechnet.

beide Arten im Flug erzeugen, ist in etwa gleich. Es ist überhaupt recht schwierig, ihren Flug genau zu verfolgen. Die Unterscheidung fällt aber ganz leicht, wenn sie sich auf ein Blatt setzen. (Das tun beide Arten sehr häufig; die Männchen besitzen anscheinend vielfach ein Blatt als Warte, von wo aus sie starten, um Runden zu fliegen, vor allem, wenn ein anderer Falter – evtl. ein Weibchen der eigenen Art – vorbeizieht, um dann wieder zum Ausgangspunkt oder einem anderen Blatt in der Nähe zurückzukehren.) Dann setzt sich die Thecline mit zusammengeklappten Flügeln auf das Blatt, die Riodinine mit ausgebreiteten Flügeln auf die Unterseite des Blattes, was mehr an Spanner (Geometridae) und Epiplemiden erinnert.

Somit schließt sich an diese beiden im Flug ähnlichen Falter die Art *Morphomima albipennaria* an. Sie scheint nicht gerade tagaktiv zu sein: Die Art konnte nur an einer Stelle eines Waldweges (ca. 15 km westlich von Sto. Domingo de los Colorados) entdeckt werden. Die Falter flogen – soweit feststellbar durch Vögel, abbrechende Ästchen oder andere bewegte Objekte aufgescheucht – ein Stück, um sich alsbald wieder auf einem Blatt niederzulassen. Sie sind im Flug durchaus von den beiden bereits besprochenen Arten zu unterscheiden, wenn man sie länger beobachtet: Sie wechseln seltener die Flugrichtung abrupt, fliegen aber immer wieder auch Kreisbögen in der Horizontalen (für die Ermittlung der *RW*/s-Werte jeweils als ein Richtungswechsel gezählt). Die Art *Morphomima albipennaria* wechselte sehr signifikant seltener die Flugrichtung als die Art *Leucochimona lagora* (*t*-Test nach STUDENT: $df = 8{,}5$, $t \approx 3{,}50$, $1-F_{df}(t) \approx 0{,}78\%$), die bereits bzgl. des *RW*/s-Wertes hinter der Thecline *Arawacus togarna* zurückbleibt. Es ist aber zu bemerken, daß die Epiplemide bei Tage wahrscheinlich keine weiten Strecken fliegt (Von acht beobachteten flog keine länger als 13 Sekunden!). Auf einem Blatt sitzend sieht sie der Riodinine recht ähnlich.

Die restlichen drei Arten sind von der besprochenden Gruppe (ebenfalls aus drei Arten bestehend) oftmals problemlos im Fluge zu unterscheiden, und zwar immer dann, wenn man den fliegenden Falter länger beobachten kann. Tritt einem jedoch eine seltenere Art ins Blickfeld, so hält man sie anfänglich vielfach für eine ähnliche häufigere, vor allem, wenn einem zuvor die häufigere oft zu Gesicht kam (Häufigkeitszahlen s. Tab. 4.17).

Ein abgeflogenes Exemplar von *Eurema albula* ist leichter mit einem Falter der Art *Tegosa flavida* zu verwechseln als ein frisches mit noch leuchtendem Weiß. Selbstverständlich spielen auch immer die Beleuchtungsverhältnisse eine wichtige Rolle. Hinsichtlich der *RW*/s-Werte unterscheiden sich die beiden Arten nicht signifkant (*t*-Test nach STUDENT: $df = 14{,}5$, $t \approx 0{,}152$, $1-F_{df}(t) \approx 44{,}4\%$). Die Hesperiide (*Heliopetes chimbo*) vermittelt zwischen den beiden zuletzt erwähnten Arten. Bezüglich des *RW*/s-Wertes

unterscheidet sie sich zwar von *Eurema albula* höchst signifikant (*t*-Test nach STUDENT: $df = 10{,}5$, $t \approx 4{,}85$, $1-F_{df}(t) \approx 0{,}075\%$), doch fliegt sie für Hesperiiden ganz untypisch und kann leicht mit einem kleinen Weißling verwechselt werden wie auch die Nymphalide, die fliegend überhaupt nichts mit der Mehrzahl der Nymphaliden gemeinsam hat (sie segelt nicht und fliegt auch nicht besonders schnell).

Man könnte vielleicht auch die drei zuletzt erwähnten Arten von der zuerst besprochenen Ähnlichkeitsgruppe abtrennen. Arten aus verschiedenen Gruppen sind einander nicht allzu ähnlich, die drei Arten der zweiten Gruppe (*Eurema albula*, *Tegosa flavida* und *Heliopetes chimbo*) sind auch untereinander leichter zu unterscheiden. Doch treten Verwechslungen immer wieder ein, wenn vielleicht auch nur kurzzeitig. Und außerdem sind auch Verbindungen zwischen allen Arten vorhanden: Die Epiplemide hat ein leuchtenderes Weiß als Riodinine und Thecline und ähnelt damit mehr *Eurema albula*, die Thecline ist auf ihrer Flügelunterseite etwas gelblich gefärbt, was sie mehr in die Nähe der Nymphalide bringt, usw. Die im selben Gebiet ebenfalls fliegenden Weibchen von *Eurema daira*, die *Eurema albula* ähnlich sind, sollen nicht besonders erwähnt werden, da sie anders als die sechs besprochenen Arten im Beobachtungsgebiet ganz dicht am Erdboden fliegen und sich kaum in diese Ähnlichkeitsgruppe einordnen lassen. Es geht um Ähnlichkeit im Fluge, und die anderen Arten fliegen nicht ganz so dicht am Boden.

Fast allen besprochenen Arten ist gemeinsam, daß sie nicht im Schatten des Waldes fliegen. Die Epiplemide konnte nur an einer Stelle eines Weges in den Wald angetroffen werden, die übrigen fünf Arten traten auf breiteren Waldwegen, Lichtungen und Flächen auf, wo der Wald durch Menschenhand weitgehend zerstört ist und Gräsern bzw. Büschen Platz gemacht hat. Gerade dort, wo so viele verschiedene Ithomiinenarten in großer Zahl versammelt anzutreffen waren, konnte nie eine dieser Arten festgestellt werden, obwohl sie am Rande dieses Waldes im prallen Sonnenschein zu finden waren. Registrierung der Artenhäufigkeit an sieben Tagen (19.7.92, 22. und 24.8.93, 22.-25.9.93) am linken Ufer des Río Toachi (ca. 70 m über NN), 15 km bis 17 km westlich von Santo Domingo de los Colorados, ergab die in Tabelle 4.17 angegebenen Individuenzahlen.

4.5.1.3. Diskussion: Ähnlichkeit genießbarer Arten: Die neue Hypothese

Über die Genießbarkeit der beteiligten Arten ist nicht viel bekannt, doch kann man davon ausgehen, daß sie alle mehr oder weniger genießbar sind. Die Gattung *Eurema* enthält nachweislich genießbare Arten (BROWER 1984), die Gattung *Arawacus* ebenfalls (CHAI 1989). Von den übrigen Arten lassen *Tegosa flavida* und *Morphomima albipennaria* etwas Zweifel an der Genießbarkeit aufkommen: *Tegosa flavida* ist ziemlich häufig, nicht sonderlich scheu und fliegt relativ schwach, was allerdings mit ihrem kleinen Körper zusammenhängen mag. Gegen ihre Ungenießbarkeit spricht, daß die Art von den übrigen Arten der Gattung durch die bleiche Färbung abweicht, die sie im Erscheinungsbild in die besprochene Ähnlichkeitsgruppe einreiht. Die Mehrzahl der Arten dieser Gattung ist rotbraun, eine rotbraune Art dieser Gattung (*T. guatemalena*) fliegt sogar zusammen mit *T. flavida* und trat am Beobachtungsort ausgesprochen häufig auf. Welchen Selektionsvorteil sollte es für eine ungenießbare häufige Art haben, eine von der Mehrzahl der Arten der Gattung, die dann wohl ebenfalls ungenießbar wären, abweichende Färbung zu entwickeln, um damit genießbaren Arten ähnlich zu werden. Über die Genießbarkeit der Epiplemide war nichts in Erfahrung zu bringen; ihr Verhalten deutete aber eher auf Genießbarkeit hin.

Tab. 4.17. Häufigkeit des Auftretens der Arten *Eurema albula* (Pieridae), *Tegosa flavida* (Nymphalidae), *Leucochimona lagora* (Riodininae, Lycaenidae), *Arawacus togarna* (Theclinae, Lycaenidae), *Heliopetes chimbo* (Hesperiidae) und *Morphomima albipennaria* (Epiplemidae) am linken Ufer des Río Toachi, ca. 700 m über NN, 15 km bis 17 km westl. von Sto. Domingo de los Colorados (Ecuador), registriert an folgenden 7 Tagen: 19.7.92, 22. und 24.8.93, 22.-25.9.93

Art	Anzahl
Eurema albula (Pieridae)	6
Tegosa flavida (Nymphalidae)	49
Leucochimona lagora (Riodininae, Lycaenidae)	12
Arawacus togarna (Theclinae, Lycaenidae)	8
Heliopetes chimbo (Hesperiidae)	7
Morphomima albipennaria (Epiplemidae)	14

Welchen Selektionsvorteil bringt es nun mit sich, wenn genießbare Arten konvergente Farbmuster entwickeln und sich im Flug ähnlich sehen?

Es ist nicht ganz einfach für Vögel, genießbare Falter im Fluge zu fangen (vgl. Kap. 4.2). Da Vögel lernfähige Lebewesen sind, können sie sicher durch Lernvorgänge (Erfahrungen) ihre Erfolgsquote im Laufe ihres jungen Lebens nach und nach steigern. Auf unterschiedliches Flug- und Fluchtverhalten (während einer Attacke bzw. nach einem erfolglosen Angriff) sollte ein Vogel differenziert reagieren können, wobei eine für den Vogel sinnvolle Klassifizierung der fliegenden Falter für den Freßfeind von Nutzen, für die Falter aber von Nachteil wäre. Geht man davon aus, daß nah verwandte Falter mit ähnlicher Flügelform und ähnlich konstruiertem Flugapparat sich in der Regel in Flug- und Fluchtverhalten nicht grundlegend unterscheiden können, Arten aus verschiedenen Gattungen oder gar Familien aber sehr wohl, so wird verständlich, daß Gruppen von im Fluge schwer zu unterscheidenden, nicht näher verwandten Arten allesamt davon profitieren, daß Vögel sie nicht auseinanderkennen.

Das soll an einem Beispiel erläutert werden: Die Thecline *Arawacus togarna* und die Riodinine *Leucochimona lagora* sehen sich im Flug erstaunlich ähnlich, obwohl sie unterschiedlich fliegen: Beide Arten erzeugen lediglich fliegend denselben Farbeindruck, was ihre Unterscheidung schwierig macht. *A. togarna* ändert signifikant öfter die Flugrichtung während des Fluges als *L. lagora*, was vielleicht damit zusammenhängt, daß die erstgenannte Art kürzere Flügel in Relation zu einem kräftigeren Körper als die letztgenannte Art hat. Genauere Untersuchungen des Fluges der beiden Arten würden wahrscheinlich weitere Unterschiede erkennen lassen, die mit bloßem Auge schwer wahrzunehmen sind. Für die falterverzehrenden Vögel wäre es sicher günstiger, wenn der Bläuling *Arawacus togarna* ebenfalls metallisch blau gefärbt wie andere Arten der Gattung *Arawacus* wäre. Die Art würde dann im Flug ihren näheren Verwandten ähnlich sehen, die wahrscheinlich ein vergleichbares Flug- und Fluchtverhalten zeigen.

Das Prinzip sei allgemein so formuliert: Die Situation "Je näher verwandt, umso ähnlicher im Flug" begünstigt die Vögel, die dann sinnvoll differenziert bei Attacken auf verschiedene Faltergruppen reagieren können. Wenn sich hingegen Arten konvergent – in Bezug auf ihr Erscheinungsbild im Flug – Arten anderer Gattungen oder Familien, manchmal sogar Ordnungen nähern (vgl. Kap. 4.5.3.2 und 4.5.3.4: Libelle und Schmetterling (*Lamproptera*), Kap. 4.6.2.5 und 4.6.2.6: Heuschrecke und Schmetterling), so wird es für Vögel viel schwieriger, fliegende Falter dieser Ähnlichkeitsgruppen optimal zu attackieren.

Es ist wohl unstrittig, daß i.a. näher verwandte Insektenarten aufgrund ihres ähnlicher konstruierten Flugapparates ein weniger unterschiedliches Flugverhalten zeigen als entfernte Verwandte. Man vergleiche nur den Flug einer Libelle oder einer Heuschrecke mit dem eines Falters. Aber auch innerhalb der Lepidopteren existieren große Unterschiede, etwa zwischen dem rasanten Flug einer *Appias drusilla* (DEVRIES 1987) und dem schwachen Flug einer *Leucidia brephos*, beides südamerikanische Arten der Familie der Pieridae.

Scheren Arten mit ihrer Färbung aus dem Kreise ihrer nächsten Verwandten aus und nähern sich so stark dem Erscheinungsbild anderer, nicht näher verwandter Arten – das kann mitunter nur für den schnellen, zickzackreichen Flug gelten –, so muß das zwangsläufig mit einem Selektionsvorteil für sie, aber mit einem Selektionsnachteil für die Freßfeinde verbunden sein, die nunmehr Ähnlichkeitsgruppen äußerlich nicht unterscheidbarer Arten gegenüberstehen, welche aber inhomogen in Bezug auf ihr Flugverhalten sind und attackiert möglicherweise unterschiedlich reagieren, was einer genaueren Überprüfung bedarf.

Es mag vielleicht oft nur ein geringer Vorteil sein, so daß es schwer nachvollziehbar ist, daß eine Art etwa ihre kryptische Färbung im Laufe der Evolution gegen eine auffällige eintauscht. Doch ist zu bedenken, daß auch eine kryptisch braun gefärbte Satyrine im Flug auffällt und sich vielfach nur die Flügeloberseiten verändern, die dann beim ruhenden Falter nicht zu sehen sind. Dieses Prinzip ist nicht unbedingt als Gegensatz zur Batesschen oder Müllerschen Mimikry zu sehen. Es mag die einzige phylogenetische Triebfeder bei der Konvergenz genießbarer Arten gewesen sein. Es mag aber auch bei der Entwicklung von Batesschen und Müllerschen Systemen mit eine Rolle gespielt haben, sei es weil ein Batesscher Nachahmer auf Attacken oft anders reagiert als das Vorbild (man denke dabei auch daran, daß die meisten Müllerschen Mimikryringe eine mehr oder weniger gewichtige Batessche Komponente aufweisen), sei es daß aufgrund dieses neuen Prinzips die Konvergenz von genießbaren Arten erklärlich wird, von denen eine oder mehrere später dann ungenießbar werden, so daß dadurch ein Batessches oder Müllersches System entsteht bzw. auch ein Müllerscher Mimikryring, an den sich Batessche Nachahmer "angehängt" haben. In diesem Fall wäre das Wort 'angehängt' (WICKLER 1968) – da irreführend – zu vermeiden.

Es bietet sich hiermit also eine Theorie an, die die Entwicklung der großen Übereinstimmung der

Batesschen Nachahmer mit ihren Vorbilder in zwei Schritten erklären kann: Zuerst entwickelt sich eine Ähnlichkeit im schnellen Flug – die beteiligten Arten sind noch genießbar –, dann werden eine oder mehrere Arten ungenießbar, die genießbar bleibenden verfeinern nach und nach die Übereinstimmung. Werden zwei oder mehr Arten einer Gruppe genießbarer Falter im Laufe der Zeit ungenießbar, so entsteht ein Müllerscher Mimikryring.

Entsteht Batessche oder Müllersche Mimikry auf diesem Wege, muß keine anfängliche Makromutation, die bereits eine ziemlich genaue Ähnlichkeit erzeugt, gefordert werden (TURNER 1984a, SHEPPARD et al. 1985).

4.5.1.4. Ausblick (Abb. 8.35,36; mit Diskussion)

Enantia melite bildet in Ecuador zwei Weibchenformen aus, eine gelbe (ähnlich den Männchen) und eine weiße, ähnlich der Art *Enantia licinia* und anderen weißen Faltern (vgl. Abb. 8.35). Die Männchen von *Enantia melite* konnten östlich von Sto. Domingo de los Colorados sowohl ruhig zwischen den Kräutern des Waldes als auch von einer Warte aus von Zeit zu Zeit zu Rundflügen aufbrechend entdeckt werden (typisch auch für viele Männchen von *Dismorphia*arten). Ein Männchen jedoch konnte gefangen werden, das rasant wie eine größere gelbe *Eurema*art (z.B. *Eurema xanthochlora* bzw. *reticulata*, s. Abb. 8.35) mit häufigen Richtungswechseln flog und dabei nicht als *Dismophia*art erkennbar war.

Weiter südlich, ebenfalls in der westlichen Präkordillere bei Piñas fliegt die Nominatform von *Dismorphia zaela* (ssp. *zaela*), in der Ostkordillere am Río Topo jedoch die ssp. *abilene* (s. Abb. 8.36). Die Weibchen der beiden Unterarten unterscheiden sich wenig, die Männchen aber deutlich. Während die Männchen der östlichen Unterart schwarz-weiß gefärbt sind mit wenig Gelb, zeigen die der westlichen Unterart schwarz-orangebraune Färbung mit etwas Gelb. Zu den Männchen der westlichen Unterart ist in derselben Gegend keine ähnliche ungenießbare Falterart zu entdecken, doch zeigen sie ein charakteristisches Verhalten, das auch zusammen mit ihnen fliegende *Adelpha*arten (s. Abb. 8.36) zeigen: Sie sitzen auf Warten, meistens auf Blättern von Bäumen und Sträuchern, oft ziemlich hoch, und starten von Zeit zu Zeit zu einem Rundflug und beginnen auch zu balzen, wenn ein Weibchen der eigenen Art, aber auch ein Falter einer anderen Art, z.B. *Leodonta zenobina*, bei ihnen vorbeikommt.

Diskussion:

Die Deutung dieser Beobachtungen ist ohne weitere, umfangreichere Untersuchungen nicht zufriedenstellend möglich. Einiges läßt sich jedoch sagen:

DEVRIES (1987) schreibt, alle Arten der Gattung *Dismorphia* seien mimetisch, und BATES (1862) hält sie für genießbar. Wenn das stimmt, kann die Ähnlichkeit in Aussehen und Verhalten der westecuadorianischen Unterart von *Dismorphia zaela* zu den genießbaren (CHAI 1986) *Adelpha*arten nach der neuen Hypothese (Kap. 4.5.1.3) erklärt werden.

Ungewöhnlich an dieser Ähnlichkeitsgruppe ist, daß der Flug ihrer Mitglieder nicht besonders richtungswechselreich ist. "Wachsamkeit" und Reaktionsschnelligkeit scheinen da einen gewissen Ausgleich zu schaffen.

Wahrscheinlich bilden die Art *Enantia melite* und die genießbaren *Eurema*arten ebenfalls eine Ähnlichkeitsgruppe im Sinne der neuen Hypothese.

Wie bereits bekannt, scheren oft Arten einer Gattung aus der "Einheitstracht" der Gattung aus und tauchen in den Ähnlichkeitsbereich anderer ungenießbarer Arten ein. Ist der Nachahmer selbst ungenießbar, spricht man von Müllerscher, sonst von Batesscher Mimikry. Manche Gattungen enthalten dann oft so viele äußerlich sehr verschiedene Arten, daß man von keiner Einheitstracht mehr sprechen kann, was z.B. für die afrikanische Gattung *Pseudacraea* (Nymphalidae), die südamerikanischen Gattungen *Dismorphia* (Pieridae) und *Eresia* (Nymphalidae) und viele Gattungen der Riodininae (Lycaenidae) gilt.

Da man wohl annehmen darf, daß eine starke Aufsplitterung einer Gattung in im Habitus sehr unterschiedliche Arten ein Zeichen von Genießbarkeit ist – für ungenießbare Arten in einer Gattung besäße ja das Beibehalten einer Einheitstracht einen Selektionsvorteil – muß wohl auch die Ähnlichkeit zu genießbaren Arten von irgendeinem Vorteil sein, was der Erklärung bedarf.

Auffällig ist jedenfalls, daß oft Gattungen, die sehr unterschiedliche Arten enthalten, von denen viele als Batessche Nachahmer gelten, auch Arten hervorbringen, die genießbaren Arten ähnlich sehen. Weitere Beispiele werden in der Arbeit folgen bzw. bei weiterer Forschung noch zu entdecken sein.

4.5.2. Afrikanische Faltergemeinschaften

4.5.2.1. *Eronia leda* und *Colotis auxo incretus* (Abb. 8.37)

Auffällig ist, daß sich die Art *Eronia leda* von der einzigen weiteren Art derselben Gattung (*E. cleodora*) stark unterscheidet, im Aussehen aber der Art *Colotis auxo incretus* (vor allem den Männchen dieser Art) sehr ähnelt, ja im Flug kaum von dieser Art zu unterscheiden ist (vgl. Abb. 8.37). Während die Art *Colotis auxo incretus* an vielen Stellen des kenianischen Küstenstreifens recht häufig anzutreffen war, konnte man Vertreter der Art *Eronia leda* immer nur vereinzelt und selten zu Gesicht bekommen (vgl. Tab. 4.18).

Es soll noch erwähnt werden, daß die ebenfalls an der kenianischen Küste fliegende Art *Colotis eucharis evarne* durchaus auch zu dieser Ähnlichkeitsgruppe gerechnet werden kann, doch ist diese *Colotis auxo incretus* verwandtschaftlich sehr nahe stehende Art leichter von den beiden anderen zu unterscheiden als *Colotis auxo incretus* von *Eronia leda*, obwohl die beiden letztgenannten Arten verschiedenen Gattungen angehören.

Die Falter der Art *Eronia leda* (vor allem die Männchen) fliegen in geringer Zahl, meist einzeln zwischen blühenden Büschen hin und her, setzen sich zum Nektar saugen kurz an Blüten und reagieren auf Geräusche bzw. Bewegungen von Tieren oder deren Schatten (z.B. Vögel, Baumschlangen, -echsen etc.) sofort mit schneller Flucht. Sie treten nicht selten dort auf, wo in viel größerer Zahl auch die Männchen der Art *Colotis auxo incretus* zu finden sind, welche allerdings weniger scheu sind und nicht ganz so schnell fliegen.

4.5.2.2. *Pseudacraea semire* und *Graphium*arten (Abb. 8.39)

Die Arten der Gattung *Pseudacrea* (Nymphalinae) haben mitunter grundverschiedenes Aussehen (s. Abb. 8.32: *Pseudacraea eurytus* und *lucretia*, Abb. 8.38: *Pseudacraea boisduvali*, Abb. 8.39: *Pseudacraea semire*) und ahmen hauptsächlich Mitglieder der Nymphalidenunterfamilien der Acraeinae und Danainae nach, welche durch Giftigkeit vor Freßfeinden geschützt sind.

Die Art *Pseudacraea semire* sieht den im wesentlich grün-schwarz gezeichneten *Graphium*arten wie *Graphium policenes* und *antheus* ähnlich (s. Abb. 8.39). Die genannten *Graphium*arten sind gewandte Flieger, die meist dicht zwischen den Blättern der Bäume und Sträucher fliegen und beim Durchfliegen freien Luftraumes mehrmals pro Sekunde die Flugrichtung wechseln. Außerdem zeichnet sie die Fähigkeit aus, im Flug Feinden auch im letzten Moment noch geschickt ausweichen zu können, was sogar den Fang eines solchen Falters mit einem Netz großen Durchmessers schwierig macht. Während eines vierzehntägigen Aufenthalts im tropischen Regenwald Kameruns (Umgebung Kribi, Lobéfluß) zum Jahreswechsel 1974/75 konnten lediglich zwei Exemplare von *Pseudacraea semire* beobachtet werden, während in derselben Zeitspanne Hunderte von Faltern der Gattung *Graphium* (wohl hauptsächlich *Graphium policenes*) registriert wurden, welche an feuchten Stellen am Ufer von Bächen und Flüssen saßen bzw. Pfade, Wege oder Bachläufe entlangflogen. Die Falter der Art *P. semire* dagegen befanden sich meist in Ruhe im Laubwerk und flogen jeweils nur kurze Zeit.

In demselben Beobachtungsgebiet trat zur erwähnten Zeit auch die Art *Graphium leonidas* auf, mit ungeschwänzten Hinterflügeln und mehr bläulichen als grünlichen Flecken. Über diese Art wird

Tab. 4.18. Häufigkeit des Auftretens der ähnlichen Arten *Colotis auxo incretus*, *Colotis eucharis evarne* und *Eronia leda* an der kenianischen Küste vom 17. bis zum 31.8.1985. Es wurden alle Biotope aufgesucht, in denen diese Arten während früherer vielwöchiger Keniaaufenthalte angetroffen wurden: Meeresstrand nördlich von Mombasa und Kilifi, Sokoke-Arabuko-Wald südlich von Malindi.

Art		Anzahl
Eronia leda		1
Colotis auxo incretus	♂♂	30
	♀♀	4
Colotis eucharis evarne	♂♂	33
	♀♀	4

möglicherweise eine Verbindung von *Pseudacraea semire* zu ungenießbaren Vorbildern geschaffen. Denn *Graphium leonidas* sieht einerseits *Pseudacraea semire*, andererseits aber auch der Art *Tirumala petiverana* (Danainae) recht ähnlich, vor allem im weiblichen Geschlecht (s. Abb. 8.39). Die grünlichblauen Flecken von *G. leonidas* sind ähnlich durchscheinend wie bei dieser Danainenart. Vor allem die Weibchen von *G. leonidas*, die ohnehin durch ihre Flügelfärbung *Tirumala petiverana* mehr gleichen als die Männchen, erhöhen die Ähnlichkeit zum Vorbild noch dadurch, daß sie langsam, teilweise segelnd wie die Danainen-Vorbilder fliegen.

P. semire sieht keinem Schwertschwanz (*Graphium* spec.) so ähnlich, daß ein Sammlungsentomologe ihn – selbst bei oberflächlicher Betrachtung – mit einer solchen Art verwechseln könnte. Trotzdem reiht er sich so in die Gruppe dieser ähnlichen Schwertschwänze ein, daß er fliegend nicht leicht von ihnen getrennt werden kann.

4.5.2.3. Diskussion: Schutz durch Frustration der Freßfeinde?

An der kenianischen Küste ist die Art *Eronia leda* offensichtlich seltener als die Art *Colotis auxo incretus*, wenn sie auch generell nicht als besonders selten zu bezeichnen ist (LARSEN 1991). Zweifelsohne fliegen die Falter der Art *Eronia leda* schnell, richtungswechselreich, sind sehr scheu und nicht leicht zu fangen (WILLIAMS 1969, LARSEN 1991).

Eine ausführliche Erklärung für diese Konvergenz bei zwei genießbaren Falterarten verschiedener Gattungen findet sich in Kap. 4.5.1.3.

Ist bei diesem Beispiel der "geschicktere" Flieger an der kenianischen Küste in der Regel wohl seltener, so scheint es bei *Pseudacraea semire* und den *Graphium*arten gerade umgekehrt zu sein. Die *Graphium*arten besitzen wohl eine extrem kurze Reaktionszeit, ähnlich wie Elstern (LORENZ 1965). Viele vergebliche Versuche, einen jener nur scheinbar auffällig gefärbten, zwischen den Blättern fliegend allerdings schwer mit dem Auge zu verfolgenden Schwertschwänze zu fangen, müssen einem Vogel die "Lust" an der Jagd nach solchen Faltern verleiden.

Ist der Falter bei einer Attacke erst zur Seite gewichen, so kann der Vogel nicht so schnell abbremsen und wieder erneut beschleunigen wie manche Falterarten (MARDEN 1992).

Pseudacraea semire profitiert wahrscheinlich davon, weil ein Vogel nach vielen erfolglosen Versuchen, eine ähnlich gefärbte *Graphium*art zu fangen, erst gar nicht versucht, ihn, den leichter zu fangenden Nachahmer, zu erhaschen. Eine unabdingbare Voraussetzung für das Funktionieren dieses Schutzes durch Frustration aber scheint zu sein, daß der Nachahmer, der (zumindest mit dem Netz) viel leichter zu fangen ist, nicht zu häufig neben dem Vorbild auftritt. Sonst würden die Vögel ja bezüglich einer solchen Ähnlichkeitsgruppe nur etwas weniger Beute machen, indem sie immer wieder auch erfolglos die schwieriger zu fangende Art attackierten.

Die Ähnlichkeit zwischen der genießbaren *Pseudacraea semire* und den ebenfalls genießbaren *Graphium*arten brachte mich bereits 1975 auf den gleichen Gedanken wie MARDEN (1992) und war auch mit Auslöser für die vorliegenden Untersuchungen. Doch bei der Entdeckung weiterer Beispiele für Konvergenzen genießbarer Arten waren eigentlich immer die Falter der selteneren Art scheuer und die geschickteren Flieger, was schließlich zur Entwicklung einer allgemeineren Erklärung (vgl. Hypothese in Kap. 4.5.1.3) führte. Dieser Erklärungsansatz erfordert nicht, daß das geschickter ausweichende Vorbild seltener ist. Bei dem einzigen mir bekannten Beispiel für Schutz durch Frustration der Freßfeinde, nämlich *Pseudacraea semire* und die *Graphium*arten, liegt wahrscheinlich in gewissem Ausmaß auch noch ein Fall von Batesscher Mimikry vor (Verbindung über *Graphium leonidas* zu *Tirumala petiverana*).

Wenn MARDEN (1992) die Ähnlichkeit der südamerikanischen Arten der Gattungen *Morpho* und *Prepona* als Beispiel anführt, so sind nach meinen Erfahrungen (ca. ein halbes Jahr in Ecuador und Argentinien) die Falter der blauen *Prepona*arten deutlich seltener als die der blauen *Morpho*arten. Die *Prepona*arten allerdings sind es, die von der Flugmuskulatur her den Vögeln überlegen sind, so daß der Schutz durch Frustration der Vögel bei zahlenmäßig geringem Auftreten der *Prepona*arten wohl recht gering und mehr als fraglich ist. Zieht man aber in Betracht, daß fliegende *Morphos* für Vögel schlecht zu fangen sind, da auch sie Attacken geschickt ausweichen können, und außerdem die leuchtend blauen Flügel wohl derart die Aufmerksamkeit eines Freßfeindes auf sich lenken, daß der relativ kleine Körper im Flug schwer zu ergreifen ist, aus den Flügeln aber leicht Stücke herausgebrochen werden können, was den Falter in der Regel in seinem Flugvermögen kaum einschränkt, muß man nach einer anderen Erklärungsmöglichkeit suchen.

Die Evolutionsprinzipien, die zur Ähnlichkeit einer selteneren genießbaren Art zu einer häufigeren, aber für Vögel so gut wie nicht zu erbeutenden Art führen, sind wohl dieselben, die auch bei der Entwicklung Batesscher und Müllerscher Mimikry wirksam sind. Die Vögel verlieren ihr Interesse an den Schwertschwänzen allerdings nicht wegen deren schlechten Geschmacks, sondern auf Grund der frustrierenden Erfahrung, daß besagte *Graphium*arten praktisch nicht zu erbeuten sind.

Noch ein paar Gedanken zu der möglicherweise wenig überzeugenden Ähnlichkeit zwischen *Pseud acraea semire* und z.B. *Graphium policenes* (vgl. Abb. 8.39):

Es geht nur um Ähnlichkeiten im Flug oder auf den ersten Blick. Entdeckt ein Freßfeind erst nach geraumer Zeit, daß es sich um einen Nachahmer handelt, so ist es meist für einen Fangversuch zu spät, wenn der Nachahmer scheu ist und sich an exponierten Stellen selten länger aufhält.

Natürlich wirken Mimikrybeispiele besonders überzeugend, wenn eine Art möglichst **perfekt** kopiert wird (s. Abb. 8.40), doch mag eine ungefähre Ähnlichkeit zu einer größeren Gruppe von in sich etwas unterschiedlichen Arten wegen der in Kapitel 4.4.1.2 beschriebenen Probleme durch die enge Kopplung **eines** Vorbildes an **einen** Nachahmer öfters insgesamt von größerem Vorteil sein.

Wenn man zu einem Nachahmer ein passendes Vorbild sucht und dann nur die zu fordernde Ähnlichkeit im Auge hat, übersieht man leicht, daß an gewissen Orten oder zu gewissen Zeiten der Nachamer ganz ohne Schutz bleibt. So gibt Larsen (1991) für *Pseudacraea boisduvali* für ganz Kenia schlicht *Acraea egina* als Vorbild an. Diese Art konnte an den beiden Orten, wo *Pseudacraea boisduvali* anzutreffen war, nicht entdeckt werden: Im Arabuko-Sokoke-Wald südlich von Malindi flog allerdings die ebenfalls recht ähnliche Art *Acraea natalica natalica*, in den Shimba Hills nur eine weniger als Vorbild geeignete Art, nämlich *Acraea satis* (♂♂), von der mehrere Männchen allerdings nicht selten mit einem einzigen Nachahmer zusammen flogen (vgl. Abb. 8.38).

4.5.3. Thailändische Faltergemeinschaften

4.5.3.1. *Cupha erymanthis* und *Cirrochroa orissa* (Abb. 8.41)

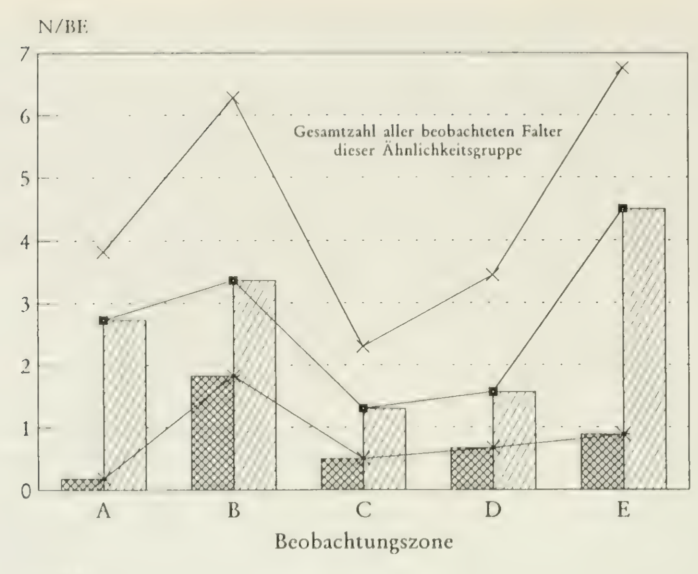
Diese beiden Arten flogen in wechselnder Anzahl im Sommer 1987 im Khao Phra Thaew-Park beiderseits des Beobachtungsweges. Auch ein geübtes Auge hätte Schwierigkeiten gehabt, die Arten im Flug sicher zu unterscheiden, obwohl sie kaum mehr als drei Meter über der Erde flogen und damit gut zu beobachten waren. *Erymanthis* ist die einzige Art der Gattung *Cupha*, die in Thailand vorkommt. Von der Gattung *Cirrochroa* traten im selben Gebiet noch weitere Arten auf (*tyche, emalea, ...*), die alle leicht von der Art *orissa* durch das Fehlen des dunklen Apikalfleckes zu unterscheiden waren (s. Abb. 8.41). *Cirrochroa emalea* z.B. flog im Gegensatz zu *Cirrochroa orissa* nur ganz selten in der Nähe des Erdbodens, meistens viel höher und ausgesprochen schnell.

Wie aus Abb. 4.19 hervorgeht, zeigten beide Arten weder bezüglich ihrer örtlichen noch hinsichtlich ihrer zeitlichen Häufigkeitsmaxima im Sommer 1987 irgendwelche bemerkenswerten Abhängigkeiten. Auffällig war aber sehr wohl, daß sie im Juli und August 1987 immer zusammen auftraten und außerhalb des Beobachtungsweges niemals angetroffen werden konnten. Im Frühjahr 1988 flogen beide Arten in geringerer Zahl (s. oberste Linie der unteren Graphik von Abb. 4.19).

Obwohl die Art *Cirrochroa orissa* im Durchschnitt deutlich häufiger auftrat, gab es durchaus auch Höhenstufen und Zeiten, zu denen beide Arten fast gleich häufig waren.

4.5.3.2. Der besondere Fall der Gattung *Lamproptera* (Abb. 8.42,43)

Pinratana (1977) schreibt in seinem Werk "Butterflies in Thailand": "... very common all over the country whereever there are jungles and marshy places." Vertreter dieser Gattung kann man – vergleichbar einer Libelle oder einem Hautflügler mit langem Hinterleibsstiel – in Thailand nicht selten an feuchten Stellen beobachten, wo die Falter vielfach von Zeit zu Zeit auffliegen, um sich dann an derselben Stelle oder in der Nähe wieder niederzusetzen. Die durchsichtigen Teile der Vorderflügel, die Flügelfärbung und die extrem langen Schwänze der Hinterflügel erzeugen nur im Flug – natürlich nicht beim präparierten Falter – den Eindruck, es handle sich um eine Libelle (s. Abb. 8.42,43): Der echte Hinterleib des Falters ist sehr kurz, die langen Hinterflügelschwänze jedoch sehen zusammen wie ein langer Hinterleib aus. Sie sind



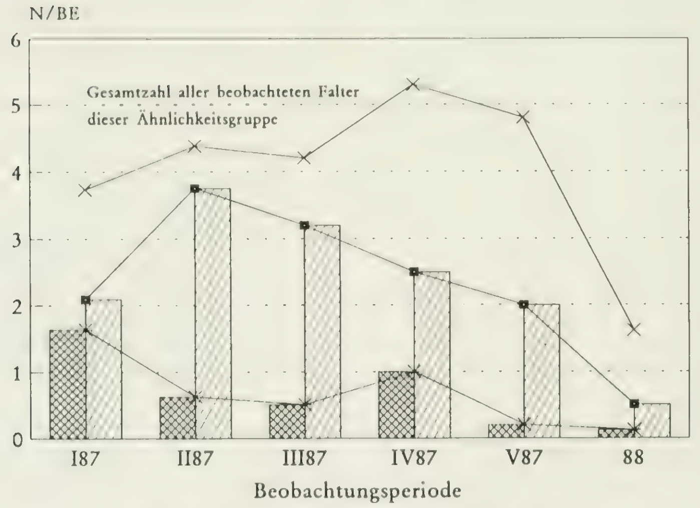


Abb. 4.19. Häufigkeit der Arten *Cupha erymanthis* und *Cirrochroa orissa* in Abhängigkeit von den Beobachtungszonen (**obere Graphik**) und Beobachtungsperioden (**untere Graphik**) im Khao Phra Thaew-Park (Phuket, Thailand). N/BE = Anzahl der registrierten Falter pro Beobachtungseinheit (≈ 30 min)

gewölbt, so daß sie im Flug kaum flattern bzw. abknicken; dicht aneinander bilden sie optisch eine dunkle, lange Linie, die sich geradlinig fortbewegt wie der Hinterleib einer fliegenden Libelle.

4.5.3.3. Ähnlichkeitskomplexe genießbarer Arten (Abb. 8.44,45)

Auf Abbildung 8.44 sind in Reihe 1 und 2 ähnliche Vertreter verschiedener Nymphalidengattungen und die Art *Dodona egeon* (Riodininae) dargestellt. Zum Vergleich sind jeweils mehr oder weniger nah verwandte Arten mit anderer Grundfarbe abgebildet. Die äußerlich ähnlichen Falter des Khao Phra Thaew-Parks gehören zu den Nymphalidengattungen *Phalanta, Chersonesia, Neptis, Lasippa, Pantoporia,*



Abb. 4.20. Häufigkeit der braun-schwarz gestreiften Nymphaliden in Abhängigkeit von den Beobachtungszonen (**obere Graphik**) und Beobachtungsperioden (**untere Graphik**) im Khao Phra Thaew-Park (Phuket, Thailand). Die oberste Linie gibt die Gesamtzahl aller beobachteten Falter der Ähnlichkeitsgruppe an. N/BE = Anzahl der registrierten Falter pro Beobachtungseinheit (≈ 30 min)

Athyma und *Symbrenthia*. In Nordthailand (Provinz Chiang Mai) traten zu dieser Ähnlichkeitsgruppe noch die Gattungen *Herona* (Nymphalidae) und *Dodona* (Riodininae). Je nach Ort wird man wahrscheinlich andere Vertreter dieser Gattungen bzw. weitere Gattungen mit ähnlichem Aussehen antreffen und manche der genannten Gattungen bzw. der in Abb. 8.44 dargestellten Arten vermissen.

Die Abbildungen 4.20 und 4.21 zeigen, daß die Arten bzw. Geschlechter mit ähnlicher brauner Färbung am selben Ort und zur selben Zeit auftraten. Waren alle oben für den Khao Phra Thaew-Park genannten



Abb. 4.21. Häufigkeit der braun-schwarz gestreiften Nymphaliden der Gattungen *Phalanta, Chersonesia, Lasippa, Athyma, Neptis* und *Pantoporia* in Abhängigkeit von den Beobachtungszonen (**obere Graphik**) und Beobachtungsperioden (**untere Graphik**) im Khao Phra Thaew-Park (Phuket, Thailand). N/BE = Anzahl der registrierten Falter pro Beobachtungseinheit (= 30 min)

Gattungen im Sommer 1987 in unterschiedlicher Zahl zu verschiedenen Zeiten und in den einzelnen Zonen präsent, so war im Frühjahr 1988 nur ein einziger Vertreter all dieser Gattungen aufzufinden.

Im Flugverhalten unterscheiden sich die Gattungen grundlegend: *Neptis-, Pantoporia-* und *Lasippa*arten fliegen charakteristisch, fast ohne abrupte Richtungswechsel, manchmal geradlinig, meist aber auf Kreisbahnen segelnd und führen nur von Zeit zu Zeit einen kurzen Flügelschlag aus. Attackiert weichen sie in einem letzten Sekundenbruchteil geschickt zur Seite aus. Die anderen Arten wiederum zeigen anscheinend

andere Besonderheiten des Fluges, des Startens und des Landens und der Reaktion auf Feindattacken, was eingehend zu untersuchen wäre. So setzen sich z.B. die braunen Arten der Gattung *Chersonesia* rastend gerne auf die Unterseite der Blätter usw.

Diese Unterschiede mögen zwar einen Fang der Falter durch Vögel erschweren, nicht aber unbedingt die Unterscheidung der Arten durch die Freßfeinde sehr fördern. Denn die kurzen Strecken, die Falter dieser Arten in der Regel nur durchfliegen, fordern vom Freßfeind einen raschen Angriff, wenn der Falter ihm nahekommt, und erlauben keine "Langzeitbeobachtung", die zur Feststellung der durchaus vorhandenen Unterschiede nötig wäre.

Es hängt von der Gegend ab, welche Arten sich jeweils zu solchen Ähnlichkeitskomplexen zusammen finden. Im Khao Phra Thaew z.B. bilden die Arten der Gattungen *Eurema* und *Catopsilia* zusammen mit der Gattung *Gandaca* eine Ähnlichkeitsgruppe mit gelber Grundfarbe (vgl. Abb. 8.45), die Falter fliegen auch zusammen.

Erst gegen Ende der Beobachtungen im Sommer 1987 wurde bemerkt, daß im Beobachtungsgebiet des Khao Phra Thaew auch die Art *Pathysa antiphates* auftrat. Im nachhinein wurde klar, daß diese Art wahrscheinlich des öfteren der Ähnlichkeitsgruppe zugeordnet wurde, in der auch *Catopsilia pomona* und andere Weißlinge untergebracht wurden (s. Abb. 8.45). Zufälligerweise landete bei einsetzendem Regen einmal so ein Falter auf einem Blatt, so daß er zuerst im rasanten Flug und dann ruhend betrachtet werden konnte.

Ein langsam fliegender Falter der Art *Pathysa antiphates* könnte nicht mit einem langsam fliegenden Falter der Art *Catopsilia pomona* verwechselt werden. Beide genießbare Arten fliegen jedoch schnell mit häufigen Richtungswechseln und oft viele Meter über dem Erdboden. Im Norden Thailands (Chiang Mai, Anfang April 1988) konnte noch die Art *Dercas verhuelli* (s. Abb. 8.45) dieser Ähnlichkeitsgruppe zugeordnet werden.

4.5.3.4. Diskussion

Sollte die Hypothese richtig sein, daß es Sinn der Ähnlichkeit der beiden genießbaren Arten *Cirrochroa orissa* und *Cupha erymanthis* ist, es den Freßfeinden unmöglich zu machen, durch spezielles Training in der Jagd auf eine Art die Erfolgsquote zu verbessern (vgl.Kap. 4.5.1.3), so lassen sich in diesem Sinne die beiden Häufigkeitskurven bestätigend deuten:

Zu keiner Zeit und in keiner Beobachtungszone trat eine Art allein auf, weil ansonsten Unterscheidungsmerkmale (zeitlicher bzw. örtlicher Art) entstehen würden. Andererseits aber verteilten sich die beiden Arten über den ganzen Beobachtungsweg und die Zeitspanne Juli/August 1987 recht ungleichmäßig. Völlige Parallelisierung brachte ja nach der neuen Hypothese keinen Vorteil: Die Freßfeinde würden sich vermutlich weitgehend auf die jeweils häufigere Art einstellen.

Bei der Ähnlichkeitsgruppe der braun-schwarz gestreiften Nymphaliden des Khao Phra Thaew Parks gilt Vergleichbares, die Gruppe der gelben Pieriden zusammen mit dem Papilioniden *Pathysa antiphates* bedarf genauerer Betrachtung. Die zum Teil erheblichen Unterschiede der beteiligten Falterarten sind zum einen im schnellen Flug kaum zu bemerken. Zum anderen hat wohl ein Freßfeind selten die Gelegenheit, einen Falter lange zu betrachten, bevor er eine Attacke startet. Die Situation erinnert sehr an den Komplex um *Arawacus togarna* (vgl. Kap. 4.5.1.2).

Gegen diese Beispiele könnte man vielleicht einwenden, daß es sich meist um Vertreter derselben Familie handelt. Also ist auf Grund der nicht allzu weitläufigen Verwandtschaft auch eine Ähnlichkeit nicht weiter verwunderlich.

Die Gattung *Lamproptera* mit der im Khao Phra Thaew-Park vorkommenden Art *meges* liefert da ein außergewöhnliches Beispiel, bei dem eine genießbare Falterart zu genießbaren Vertretern einer anderen Ordnung (Odonata) ähnlich ist. Allerdings suchen mitunter auch Hymenopteren mit langem Hinterleibsstiel sumpfige Stellen im Khao Phra Thaew Park auf, wo sich ebenfalls von Zeit zu Zeit *Lamproptera*falter niederlassen.

Es ist daher im Fall *Lamproptera* schwierig, den Anteil Batesscher Mimikry abzuschätzen. Verwechselt ein Freßfeind den Falter mit einer Libelle und stellt sich eventuell auf das Flug- und Fluchtverhalten einer Libelle ein, so fängt er den Falter wahrscheinlich nicht, der ja ganz anders fliegt und Feinden wohl nicht genauso ausweicht wie eine Libelle, oder er erwischt nur einen bzw. beide Schwänze. Bei Verwechslung mit einer wehrhaften Hymenoptere genießt der Falter Schutz aufgrund von Batesscher Mimikry.

Ein Beispiel für die Ähnlichkeit einer genießbaren Falterart (*Colias blameyi*) und einer – wahrscheinlich genießbaren – Heuschrecke aus Nordargentinien (Cieneguillas bei La Quiaca, ca. 360 m über NN) findet sich in Kap. 4.6.2.5

Ein generelles Problem der Darstellung ergibt sich, wenn man die Ähnlichkeit zwischen genießbaren Arten auf Fotos anschaulich machen möchte: Die beteiligten Arten müssen sich nur im schnellen Flug ähnlich sehen. Ganz anders sieht die Situation in den Fällen der Batesschen und Müllerschen Mimikry aus. Da die Vorbilder in der Regel langsam fliegen, sind potentielle Freßfeinde in der Lage, deren Warntrachten ausgiebig zu betrachten. Damit wirkt ein viel stärkerer Selektionsdruck auf die Nachahmer, den Vorbildern auch in Ruhe oder langsamer Bewegung ähnlich zu sehen. Und mit toten Sammlungsexemplaren läßt sich diese Form der Ähnlichkeit besser demonstrieren.

4.6. Analyse komplexer Ähnlichkeitsgruppen und Ausbildung von Formen innerhalb einer Art, insbesondere im weiblichen Geschlecht

4.6.1. Ansammlungen kleinerer Ithomiinae und ähnlicher Arten in der westlichen Präkordillere Ecuadors (Abb. 8.46a,b; mit Diskussion)

Untersucht man die Ithomiinenansammlungen in den Sekundärwaldgebieten am Südufer des Río Toachi (ca. 15 bzw. 17 km östlich von Santo Domingo de los Colorados, etwa 700 m über NN), so lassen sich überzeugend nur zwei Mimikryringe und ein Ähnlichkeitskomplex feststellen.

Der Müllersche Mimikryring mit *Hypothyris lycaste antonia* und ähnlichen Arten, einschließlich seiner Batesschen Nachahmer, ist bereits unter Kap. 4.4.2.1.1 abgehandelt.

Leicht von den übrigen kleineren Ithomiinenarten zu unterscheiden ist die Art *Oleria zelica*, die nicht nur durch ihre schwarz-weiße Färbung, sondern auch durch ihr Verhalten von den anderen Ithomiinen abweicht: Sie fliegt nicht zwischen den Ansammlungen anderer Ithomiinen, sondern tritt in der Regel einzeln oder in geringer Zahl an schattigen Stellen im Wald fernab von den Ithomiinengruppen auf. Im Flug sieht dieser Art die Form *avonia* des Weißlings *Dismorphia theucharila avonia* ähnlich und zu einem gewissen Grad im weiblichen Geschlecht auch die Art *Itaballia marana* (ebenfalls Pieridae, s. Abb. 8.46b).

Am Ende der Tabelle 4.19 sind diese drei Arten einem Typ B zugeordnet. Die Häufigkeit der Arten im August und September 1993 läßt keinen besonderen Hinweis auf Batessche oder Müllersche Mimikry zu.

Abbildung 4.22 (Daten s. Tab. 10.3, S. 182) zeigt, daß *Dismorphia theucharila avonia* f. *avonia* während des Fluges offensichtlich ähnlich oft wie *Oleria zelica* die Richtung wechselt (t-Test nach STUDENT: $df = 6{,}5$, $t = 0{,}444$, $1 - F_{df}(t) = 35{,}6\%$). Die Form *pallida* von *Dismorphia theucharila avonia* allerdings hat einen signifikant größeren *RW/s*-Mittelwert als die Form *avonia* (t-Test nach STUDENT: $df = 9{,}5$, $t = 2{,}419$, $1 - F_{df}(t) = 2{,}15\%$), was damit zusammenhängen mag, daß diese Form den Arten vom Typ A_1 (z.B. *Oleria modesta* und *Ithomia hyala*) des im Anschluß an diesen kleinen Mimikryring zu besprechenden Komplexes recht ähnlich sieht, die wohl im Durchschnitt etwas häufiger die Flugrichtung pro Sekunde wechseln als *Oleria zelica* (s. Abb. 4.22). So ergibt der t-Test nach STUDENT z.B., daß die Form *avonia* von *Dismorphia theucharila avonia* signifikant seltener die Flugrichtung wechselt als *Ithomia hyala* ($df = 7$, $t = 2{,}988$, $1 - F_{df}(t) = 1{,}01\%$), für die Form *pallida* ergibt sich jedoch kein signifikanter Unterschied zur Art *Ithomia hyala* ($df = 7{,}5$, $t = 1{,}282$, $1 - F_{df}(t) = 12{,}8\%$).

Von den beiden bereits besprochenen Mimikryringen einmal abgesehen bleibt nur noch ein individuen- und artenreicher Ähnlichkeitskomplex zu behandeln. Abbildung 8.46 stellt die meisten der beteiligten Arten vor, die allesamt mehr oder weniger transparent sind. Es ist nicht damit zu rechnen, daß alle am Komplex beteiligten Arten erfaßt sind, da manche recht selten und nicht leicht unter der großen Zahl ähnlicher häufiger Arten zu entdecken sind. Der Grund dafür, daß diese Arten zu einem Ähnlichkeitskomplex zusammengeschlossen wurden, ist nicht in der großen Ähnlichkeit **all** dieser Arten zu suchen, sondern darin, daß man die allergrößten Schwierigkeiten hat, einen fliegenden Falter dieses Komplexes einer Art zuzuordnen, da so gut wie immer zwei oder mehrere Arten in Frage kommen. Der Komplex zerfällt nicht in leicht zu trennende Gruppen.

In Tabelle 4.19 sind diese Falter dem Typ A zugeordnet, wobei von A_1 bis A_9 differenziert wird. Die Einteilung in die Typen A_1 bis A_4 ist in der Legende der Tabelle erklärt, die Typen A_5 bis A_9 weichen teilweise deutlich vom Rest des Komplexes ab. Das gilt vor allem für die Weibchen von *Godyris zavaleta*

(Typ A_7), die größer und auffälliger gefärbt sind als die übrigen Arten vom Typ A_1 bis A_6, und die Form mit ausgedehntem Gelb von *Ithomia phanessa* (Typ A_9). Ältere Exemplare dieser Form und der Weibchen von *Godyris zavaleta* jedoch sehen den blasseren Männchen von *G. zavaleta* und auch Faltern der Art *Olyras insignis* ziemlich ähnlich (Typ A_8). Die Typen A_7 bzw. A_8 leiten also zu Typ A_9 (gelbe Form von *Ithomia phanessa* und ähnliche Arten) über, der wiederum über Zwischenformen mit Typ A_6 verbunden ist, vor allem wenn das Gelb der Hinterflügel bereits recht verblaßt ist. Die Art *Ithomia phanessa* stellt mit manchen Formen mit ausgedehnterem Braun (vgl. Abb. 8.46b, 2. Reihe, letzter Falter) sogar eine Verbindung zum Mimikryring des *Hypothyris lycastea antonia* her (vgl. Kap. 4.4.2.1.1).

Zu den Typen A_1 bis A_6 ist generell zu sagen:

Manche Arten zeigen einen kräftigen Blauschimmer, vor allem wenn die transparenten Flügel über dunklem Hintergrund beleuchtet werden (Typ A_1, Abb. 8.46a, 1. und 2. Reihe: *Oleria modesta, Ithomia hyala, Pteronymia alissa, Brachyglenis dinora*, Dioptide?, *Dismorphia theucharila avonia* f. *pallida, Ithomia terra terrana,*

Tab. 4.19. Häufigkeit des Auftretens der beiden Formen *avonia* und *pallida* der Art *Dismorphia theucharila avonia* (Pieridae) und aller Arten (vor allem Ithomiinae), die – zumindest in einem Geschlecht – diesen Formen ähnlich oder durch Zwischenformen mit den beiden Ähnlichkeitsgruppen verbunden sind, in ecuadorianischen Waldgebieten am Südufer des Río Toachi (ca. 15 km bzw. 17 km östlich von Sto. Domingo de los Colorados, Beobachtungen: 21.-24.8.93 und 22.-25.9.93). ns: nicht schmackhaft, s: genießbar, N: Individuenzahl

Erläuterung zu den Typen A_1-A_4:

A_1 transparent, schwarze Zeichnungselemente, Flügel vor bzw. über dunklem Hintergrund beleuchtet mit kräftigem Blauschimmer, evtl. mit kleinerem weißen Fleck oder kleineren weißlichen Punkten in der Durchsicht

A_2: ähnlich A_1, aber mit einem größerem weißen Fleck und nur schwachem Blauschimmer

A_3: bräunlich transparent mit braunen und/oder schwarzen Zeichnungselementen und einem größeren weißen Fleck

A_4: ähnlich A_3, evtl. mit kleinem gelben Punkt, aber ohne weißen Fleck

Typ	Art, Geschlecht	N ns		N s
A_1	*Dismorphia theucharila avonia* f. *pallida*			6
A_1	*Oleria modesta*	28		
A_1	*Ithomia hyala*	71		
A_1	*Brachyglenis dinora*			0
A_1	Dioptidae? vom Typ A_1		2	
A_1	Ithomiinae vom Typ A_1	55		
A_2	Dioptidae vom Typ A_2 (*Isostyla zetila*)		2	
A_2	Ithomiinae vom Typ A_2 (mit größerem weißen Fleck)	5		
A_2-A_3	*Greta andromica**	14		
A_3	*Dircenna jemina visina*	1		
A_3	Ithomiinae vom Typ A_3	5		
A_4	Ithomiinae vom Typ A_4	49		
A_5	*Pteronymia laura* und *Pteronymia barilla*	4		
A_5	*Napeogenes stella aster* und ähnliche Arten	49		
A_6	*Ithomia cleora* (Form mit **wenig Gelb**, s. Abb. 8.46b, 3. Reihe, 4. Falter) und ähnliche Arten bzw. Formen	34		
A_7	*Godyris zavaleta* ♀♀	20		
A_7-A_8	*Godyris zavaleta* ♂♂ oder ♀♀	7		
A_8	*Godyris zavaleta* ♂♂	10		
A_8	*Olyras insignis* (Ithomiinae)	2		
A_9	*Ithomia phanessa* (Form mit **viel Gelb**, s. Abb. 8.46b, 2. Reihe, 3. Falter) und ähnliche Arten bzw. Formen	78		
B	*Dismorphia theucharila avonia* f. *avonia*			3
B	*Oleria zelica*	3		
B	*Itaballia marana* ♂			1

* Manche Vertreter dieser Art – vor allem ältere – haben mehr bräunliche als schwarze Zeichnungselemente und eine schwach bräunliche Grundfärbung und leiten damit zur Gruppe A_3 über.

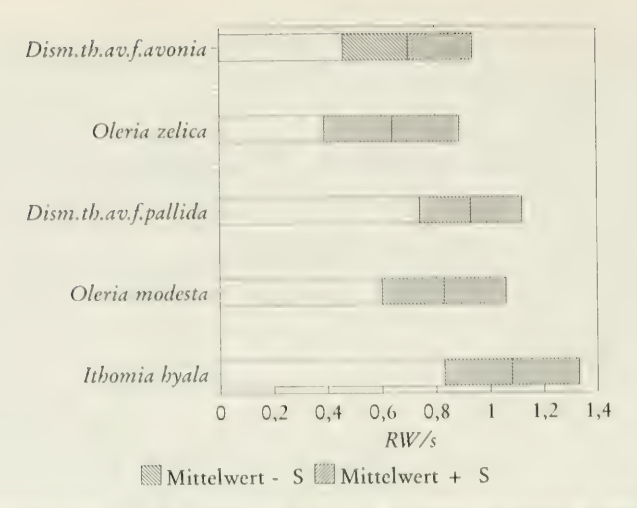


Abb. 4.22. Mittlere Häufigkeiten der Flugrichtungsänderung pro Sekunde (*RW/s*) einiger Ithomiinae und der beiden Formen *avonia* und *pallida* der Art *Dismorphia theucharila avonia* (Pieridae), 17 km östl. v. Sto. Domingo de los Colorados, 700 m über NN. *S* = empirische Standardabweichung

Hypoleria mirza, Heterosais giulia gedera). Bei Faltern in Sammlungskästen, die mit weißem Papier ausgelegt sind, ist dieser kräftige Blauschimmer nicht zu sehen.

Andere Arten zeigen nur einen schwachen Blauschimmer und einen größeren weißen Fleck auf den Vorderflügeln (Typen A_2 und A_3, Abb. 8.46a, 3. Reihe: *Pteronymia asopo aselliata, Miraleria cymothoe, Greta andromica, Isostyla zetila*).

Die Flügel können schwärzlich (Typen A_1 und A_2) oder bräunlich (Typen A_3 und A_4) sein (Typ A_3 mit größerem weißen Fleck, Typ A_4 ohne größeren weißen Fleck, s. Abb. 8.46a, 4. Reihe: *Ithomia pseudoagalla, Miraleria sylvella* und *Greta enigma*).

Auf den Vorderflügeln können – wie bereits erwähnt – ein größerer weißer Fleck oder kleine weiße Punkte auftreten, die besonders in der Durchsicht zu bemerken sind (z.B. *Oleria modesta* und *Hypoleria mirza*).

Ithomia terra terrana hat einen wenig auffälligen, blaß weißlichen Fleck auf den Vorderflügeln und steht damit zwischen den Typen A_1 und A_2, *Miraleria cymothoe* besitzt dunkelbräunlich transparente Flügel und vermittelt zwischen den Typen A_2 und A_3, bei *Greta andromica* können die dunklen Zeichungselemente mehr schwarz (Typ A_2) oder mehr braun (Typ A_3) sein und *Dircenna jemina visina* verbindet Typ A_1 und Typ A_4 (*Napeogenes stella aster* und ähnliche Arten, z.B. *Pteronymia barilla, Pteronymia laura* und *Napeogenes peridia decora*). *Napeogenes peridia decora* wiederum bildet zwei Formen aus, die den Typen A_5 und A_6 zugeordnet werden können (vgl. Abb. 8.46b, 1. Reihe).

Typ A_1 und A_4 sind leicht zu unterscheiden, wenn der Blauschimmer von Typ A_1 zu sehen ist, ansonsten sind vorhandene Unterschiede nicht leicht zu bemerken. Manche dem Typ A_5 zugerechneten Formen bzw. Arten schließlich sind Faltern des Typs A_6 (Form von *Ithomia cleora* mit wenig Gelb) recht ähnlich.

Die beiden Arten *Ithomia phanessa* und *Ithomia cleora* sind sehr variabel (vgl. Abb. 8.46b), die leuchtend gelben Formen (Typ A_7), die für *Ithomia phanessa* charakteristischer zu sein scheinen als für *Ithomia cleora*, sind den anderen im Gebiet auftretenden *Ithomia*arten recht unähnlich.

Der Komplex (Typen A_1 bis A_7) läßt sich also trotz dem Vorhandensein von leicht zu unterscheidenden Typen der vielen Übergangsformen wegen nicht sinnvoll aufteilen. In diesen Komplex reiht sich die Form *pallida* von *Dismorphia theucharila avonia* (Pieridae) ein als vermutlich Batesscher Nachahmer, der in jeder Hinsicht größte Ähnlichkeit zu den Ithomiinen vom Typ A_1 aufweist, darunter vor allem zu *Oleria modesta* und auch zu *Ithomia hyala*. Die hellen Duftschuppenflecke der Männchen sind im Flug von den Vorderflügeln verdeckt, die bei präparierten Faltern ausgedehnten dunklen Zeichnungselemente – vor allem im männlichen Geschlecht – fallen, wenn der Falter fliegt, nicht so sehr ins Auge, daß man ihn von seinen Ithomiinenvorbildern unterscheiden könnte. Die schwarzen Zeichungselemente der Vorbilder sind von etwas anderer Natur als die von *Dismorphia theuchrila avonia* f. *pallida*, erzeugen aber im Schatten der Bäume

in etwa denselben Helligkeitswert, der bei den Vorbildern im Flug entsteht. Interessanterweise ist es dieser *Dismorphia*form außerdem gelungen, den charakteristischen Blauschimmer der Vorbilder zu imitieren.

Das Verhalten dieses Weißlings paßt perfekt zu den Vorbildern: Die Abb. 4.22 zeigt, daß die Falter dieser Form ähnlich selten die Flugrichtung pro Sekunde ändern wie ihre Vorbilder. Ihr *RW/s*-Mittelwert scheint in etwa zwischen den entsprechenden Mittelwerten der beiden häufigen Vorbilder *Oleria modesta* und *Ithomia hyala* zu liegen. Die Form *pallida* wechselt allerdings signifikant häufiger die Flugrichtung als die Form *avonia* (s. S. 82.).

Ganz besonders bemerkenswert reagierten die Nachahmer auf Störungen (s. Tab. 4.3, S. 31). Einmal flog einer genauso gemächlich dicht über dem Boden weiter wie vorher, ohne die Flugrichtung häufiger zu ändern als zuvor (0,86 *RW/s*), ein Verhalten, das viele ungenießbare Arten zeigen (z.B. *Hypothyris lycaste antonia*, vgl. ebenfalls Tab. 4.3), dann jedoch – ein zweites Mal erschreckt – suchte er mit häufigen Richtungswechseln die Flucht. Da auf dem hohen Konfidenzniveau von 99,99 % für den Mittelwert (μ) und die Streuung (σ) $\mu \leq 1,26$ und $\sigma \leq 0,69$ gilt, weicht der Wert 3,55 *RW/s* höchst signifikant nach oben ab ($P = 99,96$ % noch im unwahrscheinlichsten Fall). Damit ist nachgewiesen, daß die Falter durchaus zu einem Flugverhalten mit häufigen Richtungswechseln wie z.B. die ihnen verwandten Pieriden der Art *Eurema albula* (vgl. Tab. 10.3, S. 182) fähig sind, es aber nur in bestimmten Gefahrensituationen zeigen.

Ein anderer Falter derselben Morphe – ebenfalls erschreckt – flog schräg nach oben fort, wobei er eine Flugweise kopierte, die bis jetzt nur bei den amerikanischen Ithomiinen aufgefallen war: Zusätzlich zu den Flugrichtungswechseln, die mehr oder weniger in der Horizontalen erfolgen, sinkt der Falter auch immer wieder etwas in der Vertikalen ab, um gleich danach wieder an Höhe zu gewinnen, was den Flug wellenförmig macht (vgl. Tab. 4.3, die mit "h" bezeichneten Meßwerte).

Bei der vermutlich seltenen Art *Brachyglenis dinora* handelt es sich wahrscheinlich um einen Batesschen Nachahmer, über die Genießbarkeit der am Komplex beteiligten Dioptidae ist mir nichts bekannt.

Diskussion:

Zunächst einmal soll auf die vielen Ithomiinenarten eingegangen werden, die wohl allesamt mehr oder weniger ungenießbar sein dürften (vgl. Kap. 1.6). Langzeitbeobachtungen könnten eine genauere Erfassung des Artenspektrums zeitigen als sie die vorliegende Arbeit bietet. Es handelt sich um ganz spezielle Artengesellschaften je nach Beobachtungsgebiet, deren Zusammensetzung sich von Flußtal zu Flußtal stark ändern kann (Haensch 1909 in Seitz 1924).

Leicht läßt sich erklären, warum so viele Arten verschiedener Gattungen jeweils so ähnlich aussehen. Die Theorie von Müller (1878) fordert eine gemeinsame Warntracht, die dann mitunter noch von Morphen der Batesschen Nachahmer kopiert werden kann. Auch daß mehrere Typen – es soll hier nicht von Ringen gesprochen werden, da ja diese Typen durch Zwischenformen alle miteinander verbunden sind – nebeneinander koexistieren können, erklärt Turner (1988) schlüssig (basierend auf der Arbeit von Sheppard et al. 1985):

Haben zwei ungenießbare Arten nicht ganz unähnliche Warntrachten, müssen sie konvergieren, da ja Individuen im Überlappungsbereich der beiden Arten durch die Selektion besonders begünstigt werden, wenn Freßfeinde nach unangenehmen Erfahrungen mit der einen Art auch ähnliche Vertreter der anderen Art in Ruhe lassen, während extreme Vertreter der beiden Arten diesen Selektionsvorteil nicht oder nicht in so hohem Maße besitzen. Daher werden die Arten einander immer ähnlicher.

Sind hingegen die Phänotypen zweier aposematisch gefärbter, ungenießbarer Arten so unähnlich, daß eine Verwechslung durch Freßfeinde höchst unwahrscheinlich ist, so können die beiden Warntrachten nebeneinander existieren ohne sich anzunähern.

Zwei Fragen stellen sich jedoch: Warum koexistieren in den untersuchten Gebieten des Toachitales so viele unterscheidbare, aber nicht grundlegend verschiedene Typen nebeneinander und warum sind diese noch durch Arten, ja teilweise nur durch Morphen einer Art so miteinander verbunden, daß eine klare Zuordnung fliegender Falter zu entsprechenden Gruppen nur ganz grob möglich ist?

Nach der Theorie von Sheppard et al. (1985) müßten wenige, klar voneinander getrennte Mimikryringe entstehen, es dürfte nicht aber ein solcher Komplex mit den entsprechenden Übergangsformen erhalten bleiben.

Zweifelsohne tritt bei den Ithomiinenarten im Westen Ecuadors zu einem beträchtlichen Teil Konvergenz bzw. Parallelismus auf. So besitzen z.B. *Napeogenes peridia*, eine von Costa Rica bis Ecuador verbreitete Art, und die Art *Napeogenes stella*, die von Kolumbien bis Bolivien im Süden und Brasilien im Westen

verbreitet ist, der Art *Pteronymia barilla* recht ähnliche Unterarten im Beobachtungsgebiet, die auffällig von den mehr nördlichen bzw. südlichen Unterarten abweichen.

Geringe Unterschiede zwischen verschiedenen Ithomiinenarten lassen sich ohne weiteres erklären, da ja Müllersche Mimikry (FISHER 1930) immer weniger genau ist als Batessche Mimikry (MARSHALL 1908). Ein Batessches Paar konvergiert (genauer: advergiert) nämlich etwa doppelt so schnell wie ein Müllersches (TURNER 1984a).

Die Beibehaltung der erheblichen Unterschiede zwischen sehr unähnlichen Vertretern des Komplexes, z.B. Individuen der Arten *Ithomia phanessa* und *Oleria modesta*, läßt sich nach SHEPPARD et al. (1985) erklären, weniger gut die Koexistenz von gut unterscheidbaren Formen, wie sie z.B. bei den Arten *Ithomia phanessa*, *Ithomia cleora* und *Napeogenes peridia decora* auftreten, da ja die beiden erstgenannten Arten auch sehr ähnliche Formen ausbilden. Bezieht man noch die anderen Arten bzw. Formen mit ein, die die Verbindungen zwischen den Typen A_1 bis A_6 herstellen, entsteht statt der zu erwartenden Mimikryringe, die wie Blöcke unvermittelt nebeneinander stehen und in sich aus wenig unterscheidbaren Arten zusammengesetzt sein sollten, ein Komplex mit fließenden Übergängen.

Mein Erklärungsansatz, der überprüft werden kann, sieht folgendermaßen aus: Ziemlich ungenießbare Arten setzen sich von den genießbareren Arten ab (HUHEEY 1988), eventuell auch nur im weiblichen Geschlecht (z.B. die Weibchen von *Godyris zavaleta*). Weniger gut geschützte Arten, ganz vergleichbar nicht besonders schmackhaften genießbaren Arten, neigen zum Polymorphismus, so daß die – wenn auch geringe – Last der Schädigung durch die weniger gut geschützte Art auf mehrere, besser geschützte Arten verteilt wird (vgl. Kap. 1.2). Dabei spielt es keine Rolle, ob eine Art mehrere Formen ausbildet, die verschiedenen anderen Arten ähnlich sehen, oder ob sie Individuen aus zwei nicht allzu unterschiedlichen Arten oder Artengruppen gleicht und einmal der einen, dann wieder der anderen Art bzw. Artengruppe zugeordnet wird (z.B. *Pteronymia barilla*). So konnte auch HUHEEY (1976, 1980b, 1988) für *Heliconius doris* nachweisen, daß die nur schwach giftige Art ebenfalls verschiedene Formen ausbildet, allerdings nichtmimetische neben mimetischen.

Folgt man allerdings TURNER's These (TURNER 1984a), eine sehr giftige Art könne sich nicht von weniger giftigen Arten absetzen, sie konvergiere nur langsamer, was der Aussage HUHEEY's (1988) widerspricht, wird der umfangreiche Komplex mit den vielen Ithomiinen wohl schwer erklärbar. Schon seine Existenz widerspricht etwas der vereinfachenden Behauptung, es gebe im südamerikanischen Regenwald im wesentlichen fünf Mimikryringe, von denen einer aus transparenten Ithomiinen besteht (SHEPPARD et al. 1985).

Die Situation erinnert sehr an Müllersche Mimikryringe, deren beteiligte Arten sich nicht ganz besonders ähnlich sind, mit Batesschen Nachahmern, die allen beteiligten ungenießbaren Arten, aber nicht einer bestimmten, ziemlich ähnlich sehen oder durch unterschiedliche Morphen die verschiedenen Arten gut kopieren (z.B. *Dismorphia amphione* bzw. *Dismorphia astynome* und *Dismorphia astyocha* in Kap. 4.4.2.1).

Die Form *pallida* von *Dismorphia theucharila avonia* kann wahrscheinlich als Batesscher Nachahmer der Ithomiinen angesehen werden, welcher nicht nur das Aussehen der transparenten Ithomiinen, sondern auch ihr Flugverhalten perfekt kopiert. Er hält sich zwischen den Vorbildern auf und neigt wohl manchmal auch dazu, lokal gehäuft aufzutreten, eine weitverbreitete Tendenz bei kleineren Ithomiinen (DEVRIES 1987). Der Grad der Genießbarkeit dieser Art müßte im Experiment ermittelt werden, doch ist der Polymorphismus, den die Art *Dismorphia theucharila avonia* mit ihren beiden stark unterschiedlichen Morphen *avonia* und *pallida* im Westen Ecuadors zeigt, nach SHEPPARD (1959) eher ein Hinweis auf relative Genießbarkeit

4.6.2. Die Bedeutung von Weibchenformen bei Pieriden

4.6.2.1. *Eurema senegalensis* und *Dixeia spilleri* (Abb. 8.47,48), *Colotis eucharis evarne* und *Colotis auxo incretus*, die Weibchenformen von *Colotis ione* (Abb. 8.49,50; Kenia)

Bezüglich der Art *Eurema senegalensis* herrscht ziemliche Verwirrung, was ihr Verbreitungsgebiet anlangt. Nach D'ABRERA (1980) kommt die Art in Kenia überhaupt nicht vor, nach LARSEN (1991) nur in West- und Zentralkenia. Trotzdem konnte diese Art in großer Zahl im Shimba Hills-Park an der kenianischen Küste beobachtet werden. Die Verwirrung rührt wohl daher, daß die über ganz Afrika verbreitete und recht häufige *Eurema hecabe* ziemlich ähnlich ist.

Die Art *Eurema senegalensis* (s. Abb. 8.47) tritt mitunter in den Shimba Hills in großer Zahl an Waldrän

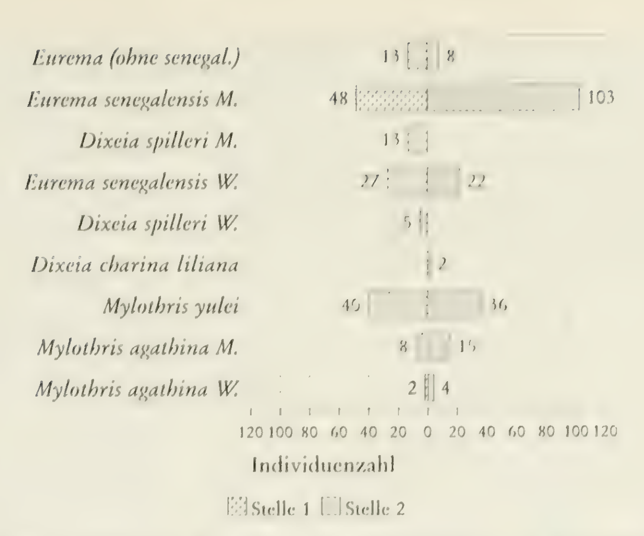


Abb. 4.23. Häufigkeit des Auftretens von *Eurema senegalensis*, *Dixeia spilleri* und ähnlichen Arten (vgl. Abb. 8.48) in den Jahren 1985 und 1988 (jeweils im August, vgl. Kap. 3.2.1) an zwei verschiedenen Stellen (Stelle 1: Osten, Stelle 2: Westen) am Rande des Longomwagandi-Waldes (Shimba Hills-Park, Kenia)

dern auf. Die Weibchen sind frisch geschlüpft von gelber Grundfarbe, allerdings nicht ganz so kräftig gefärbt wie die Männchen. Während die Männchen zeitlebens ihre kräftig gelbe Färbung behalten, verbleicht das blassere Gelb der Weibchen nach und nach, so daß ältere Weibchen fast rein weiß wirken. Somit sind die jüngeren Weibchen nicht leicht von den Männchen zu unterscheiden, die ständig im Zickzackflug durch die Luft fliegen und zu gewissen Zeiten stationär in sehr großer Zahl als gelbe Wolken den Rand des Longomwagandi-Waldes (Shimba Hills-Park, Kenia) bevölkern. Die älteren Weibchen jedoch sehen den Männchen nicht mehr so sehr, dafür aber anderen Faltern ähnlich, vor allem auch dem ungenießbaren Vorbild *Mylothris yulei*, das ebenfalls an diesem Waldrand auftritt.

Abb. 4.23 zeigt, daß man auch in Zeiten großer Häufigkeit der Art *Eurema senegalensis* die weißen Weibchen seltener zu Gesicht bekommt als z.B. die übrigen weißen Falter am Waldrand. Das muß seine Ursache durchaus nicht in einem unausgeglichenen Geschlechtsverhältnis haben. Zum einen scheinen nämlich die Weibchen nicht so flugaktiv wie die Männchen zu sein. Zum anderen halten sich die Weibchen von *Eurema senegalensis* mehr zwischen den Kräutern und niederen Büschen dicht über dem Erdboden auf, während die *Mylothris yulei*falter (s. Abb. 8.48) vielfach langsam im freien Luftraum ca. 1 bis 3 m über der Erde schweben.

Wesentlich seltener und viel lokaler tritt im selben Gebiet auch die Art *Dixeia spilleri* auf (vgl. Abb. 4.23). Männchen und Weibchen dieser Art mischen sich an manchen Stellen zwischen die Falter der Art *Eurema senegalensis* und sind von diesen nicht zu unterscheiden (vgl. Abb. 8.47). Interessant in diesem Zusammenhang ist die Beobachtung von LARSEN (1991), der auf der Shimoni-Halbinsel (ebenfalls an der kenianischen Küste, nahe der tansanischen Grenze) eine große Anzahl von Faltern der Art *Dixeia spilleri* am Waldrand um einen Baum schwärmen sah. Sie erinnerten ihn im Flug sehr an *Eurema senegalensis*.

Völlig parallel zur Situation bei der Art *Eurema senegalensis* sind auch die Weibchen von *Dixeia spilleri* entweder gelb oder mehr weißlich (vgl. Abb. 8.47). Derselbe Effekt bei diesen Weibchen wird allerdings auf andere Weise als bei der Art *Eurema senegalensis* erreicht: Es treten unterschiedliche Weibchenformen auf, die ihre Färbung während ihres Lebens nur im normalen Rahmen einer geringen Ausbleichung ändern.

Die Männchen der Art *Dixeia spilleri* weichen mit ihrer Färbung deutlich vom Aussehen der meisten übrigen *Dixeia*arten ab und sehen den Männchen von *Eurema senegalensis* ähnlich.

Bezüglich der *RW/s*-Werte sind beide Arten eindeutig dem Bereich II zuzuordnen (vgl. Kap. 4.1.1 und Abb. 4.2). Die Daten von Tabelle 10.2 ergeben keinen signifikanten Unterschied zwischen den Mittelwerten der *Dixeia spilleri* ♂♂ und den *Eurema senegalensis* ♀♀ (*t*-Test nach STUDENT: $df = 3{,}5$, $t = 0{,}7133$, $1 - F_{df}(t) \approx 27{,}8\%$).

In ähnlicher Weise wie die Weibchen der Art *Eurema senegalensis* besitzen auch die Weibchen der Art *Colotis eucharis evarne* Farbschuppen, die im Laufe ihres Lebens relativ schnell abgehen, so daß alte

Weibchen weißlich durchsichtig aussehen und ihren orangen Prachtfleck fast verloren haben. Vergleichbares gilt auch in etwas weniger ausgeprägter Form für die Weibchen von *Colotis auxo incretus* (vgl. Abb. 8.49). Diese Art ist im Vergleich zur erstgenannten an der kenianischen Küste im Durchschnitt etwas größer und kräftiger gelb.

Die Männchen der beiden *Colotis*arten fliegen im schnellen Zickzackflug (vgl. Abb. 4.2, S. 27) um Büsche und zwischen krautigen Pflanzen, wobei sie durchaus etwas in den freien Luftraum eindringen. Ähnlich wie bei der Art *Eurema senegalensis* bilden sie mitunter durcheinanderwirbelnde "Wolken" von Faltern. Die Weibchen fliegen viel weniger, halten sich meist im Gras und zwischen den Zweigen auf.

Die Weibchen von *Colotis ione* unterscheiden sich stark von den Männchen ihrer Art (s. Abb. 8.49, letzte Reihe). Überwiegend sehen sie in der Form *ione* häufigen anderen *Colotis*arten wie *Colotis danae*, *Colotis antevippe*, *Colotis euippe* etc. ähnlich (s. Abb. 8.50). Diese *Colotis*arten mit rotem Prachtfleck fliegen sehr dicht über dem Erdboden und um das Laubwerk der Büsche, in jede Unebenheit der Erd- bzw. Vegetationsoberfläche eintauchend, wobei sie pro Sekunde sehr häufig die Flugrichtung ändern (vgl. *Colotis euippe*, Abb. 4.2, S. 27). Damit haben Vögel kaum eine Chance, diese Falter im Flug zu erbeuten, obwohl sie sehr auffällig sind.

Generell läßt sich auf Grund der Abbildungen 4.1-3 sagen, daß in allen Fällen, in denen es möglich war, für Männchen und Weibchen getrennt *RW/s*-Werte zu ermitteln, die Mittelwerte der Weibchen hinter denen der Männchen derselben Art zurückblieben, was eine wohl höhere Gefährdung der Weibchen bedeutet, im Flug von einem Freßfeind gefangen zu werden. Die Weibchen von *Colotis ione* machen davon sehr wahrscheinlich keine Ausnahme. Wie die jüngeren Weibchen von *Colotis auxo incretus* halten sich die Weibchen von *C. ione* dicht im Gras, Kraut und Laubwerk auf und fliegen weniger.

Wesentlich seltener kamen mir an der kenianischen Küste zwei weitere Weibchenformen von *Colotis ione* zu Gesicht, nämlich f. *xanthoza* und f. *natalensis*. Die Form *xanthoza* reiht sich in die Ähnlichkeitsgruppe um die Art *Colotis auxo incretus* ein (s. Abb. 8.50: Die Weibchenformen sind in der Abbildung mit ** gekennzeichnet.), die Form *natalensis* in die Ähnlichkeitsgruppe um *Amauris ochlea* (s. Abb. 8.32 bzw. 8.50, vgl. auch Kap. 4.6.5). In Übereinstimmung damit konnte die Form *xanthoza* zusammen mit *Colotis auxo incretus* im Tsavo-Gebiet entdeckt werden, die Form *natalensis* aber nur im feuchteren Küstenstreifen Kenias.

4.6.2.2. *Colias lesbia* und *Colias dimera* in den Anden Ecuadors (Provinzen Imbabura und Tungurahua; Abb. 8.51)

In der Provinz Imbabura bei Otavalo waren beide Arten immer zusammen anzutreffen, und zwar an den Stellen 1 bis 3 (s. Kap. 2.4, S. 16). In der Provinz Tungurahua bei Baños (s. Kap. 2.4, S. 16) flog allerdings im Beobachtungszeitraum lediglich die Art *Colias dimera*.

Beide Arten bevorzugen Grasflächen, wo sie an manchen Stellen in großer Zahl auftreten (vgl. Stellen 2 und 3 von Tab. 4.16, S. 68). Wie aus dieser Tabelle ersichtlich, ist in unmittelbarer Nachbarschaft eines solchen Ortes (Stelle 1 grenzt direkt an Stelle 2) kaum noch ein Falter der beiden Arten zu entdecken, was die obere Graphik der Abb. 4.25 eindrucksvoll zeigt. Die Falter bevorzugen also die Wiesen (Stelle 2) zu beiden Seiten der mit Büschen und Bäumen bewachsenen Bachufer (Stelle 1, vgl. Legende zu Tab. 4.16, S. 68). Auf diesen Wiesen sind sie zwar weniger durch Vögel gefährdet, die auf der Nahrungssuche bewaldete Bäche und Flüsse entlangstreifen, fallen aber nicht selten über den Wiesenflächen jagenden Schwalben zum Opfer (vgl. Schluß von Kap. 4.2.2, S. 36).

Streift man durch die Wiesen der Stellen 2 und 3, so scheucht man neben Männchen durchaus auch Weibchen in größerer Zahl auf. Zählt man allerdings jeweils die Männchen und Weibchen, die im Blickfeld in der Luft sind, so registriert man immer viel weniger Weibchen als Männchen. Das liegt zum einen daran, daß die Weibchen bei weitem nicht so häufig wie die Männchen über der Vegetation (hauptsächlich Gräser) flogen, sondern sich dichter an der Erde und mehr zwischen den Gräsern oder den wenigen etwas größeren Kräutern hielten. Zum anderen schienen die Weibchen weniger flugaktiv zu sein, was wohl für viele Schmetterlingsarten gilt. Diese Tatsachen spiegeln sich in der unteren Graphik von Abb. 4.25 wieder, die zeigt, daß bei beiden Arten wesentlich mehr Männchen als Weibchen beobachtet werden konnten. Die beiden Weibchenformen treten bei beiden Arten nebeneinander am selben Ort und zur selben Zeit auf, wobei bei *Colias dimera* die Normalform etwas häufiger zu sein scheint. Bei *Colias lesbia* sind diesbezüglich aufgrund des gewonnenen Zahlenmaterials keine sicheren Aussagen möglich, weil die Normalform der Weibchen den Männchen recht ähnlich sieht und daher das eine oder andere Weibchen der Aufmerksam-

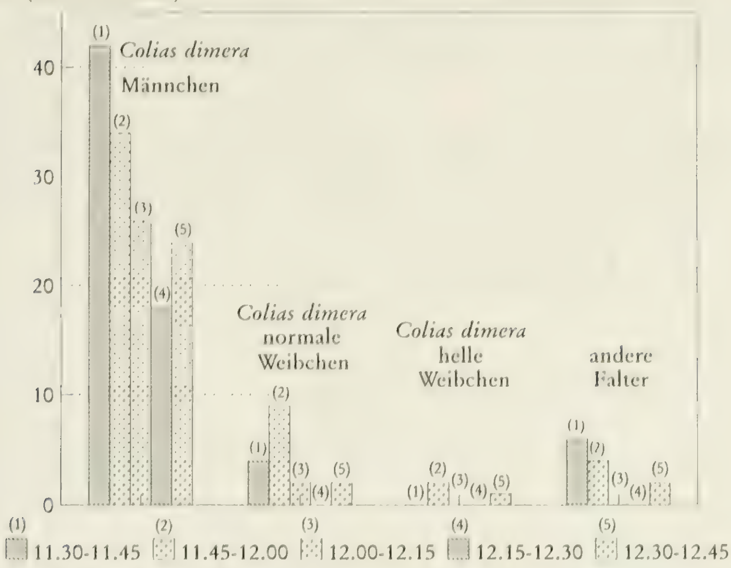


Abb. 4.24. Häufigkeit der Männchen und Weibchenformen von *Colias dimera* auf einer Wiese südlich von Banos, am Fuße des Vulkans Tungurahua, ca. 2100 m über NN, und zwar am 3.8.1990 zu verschiedenen Tageszeiten. (1),(4): an Ort und Stelle geblieben, (2),(3),(5): durch die Wiese gegangen, Falter z.T. aufgescheucht

keit des Beobachters entgangen sein mag.

In Abb. 4.24 ist die Häufigkeit der Geschlechter der Art *Colias dimera* auf einer Wiese südlich von Banos, auf ca. 2100 m über NN in der Nähe des Aussichtspunktes Bella Vista, an einem sonnigen Tag nach einer Regenperiode dargestellt. Vor den regnerischen Tagen flogen nur wenige, überwiegend ältere Exemplare der Art *Colias dimera*.

Aus der Graphik läßt sich folgendes ablesen:

1. Die Flugaktivität beider Geschlechter nimmt im Laufe des Vormittages ab (vgl. die Zählungen 1 und 4 bzw. 2, 3 und 5).
2. Die Weibchen hatten ihr Häufigkeitsmaximum später als die Männchen.
3. Andere Falterarten traten auf der Wiese zahlenmäßig sehr hinter der Art *Colias dimera* zurück.

Die normalen Weibchen von *Colias dimera* sind von den Männchen im Flug nur schwer zu unterscheiden, die hellen Weibchen sehen anderen weißen Faltern der Region (z.B. *Tatochila* spec., *Leptophobia* spec.) ähnlich.

4.6.2.3. *Colias lesbia* in Nord- und Westargentinien (Abb. 8.51)

Betrachtet man die Situation der Art *Colias lesbia* in den Anden des südlichen Südamerikas, nämlich bei Uspallata in der Provinz Mendoza (Argentinien, an der Straße von Mendoza nach Santiago de Chile, auf 1900 m über NN) und bei San Javier (ca. 20 km westlich von San Miguel de Tucumán, Provinz Tucumán, Argentinien), so ist bezüglich der Art *Colias lesbia* an sich die Situation nicht grundlegend anders: An beiden Orten findet man die Art auf Wiesen, die Weibchen treten vermutlich auch hier in den beiden Formen auf, wenn auch bei Uspallata nur die Normalform der Weibchen registriert werden konnte. Anders gestalten sich jedoch die Bedingungen hinsichtlich der im selben Gebiet fliegenden weißen Falter (vgl. Tab 4.20).

Bei Uspallata flogen überwiegend *Tatochila*arten neben Faltern der Art *Ascia monuste automate*, bei San Javier de Tucumán jedoch trat die Art *Ascia monuste automate* in solchen Mengen auf, daß man bei vielen Wiesen den Eindruck hatte, es schneie große Flocken. Tausende von Falter flogen langsam über den Grasflächen, dazwischen fielen die orangen *Colias*falter auf. Die im Vergleich zu den orangefarbenen

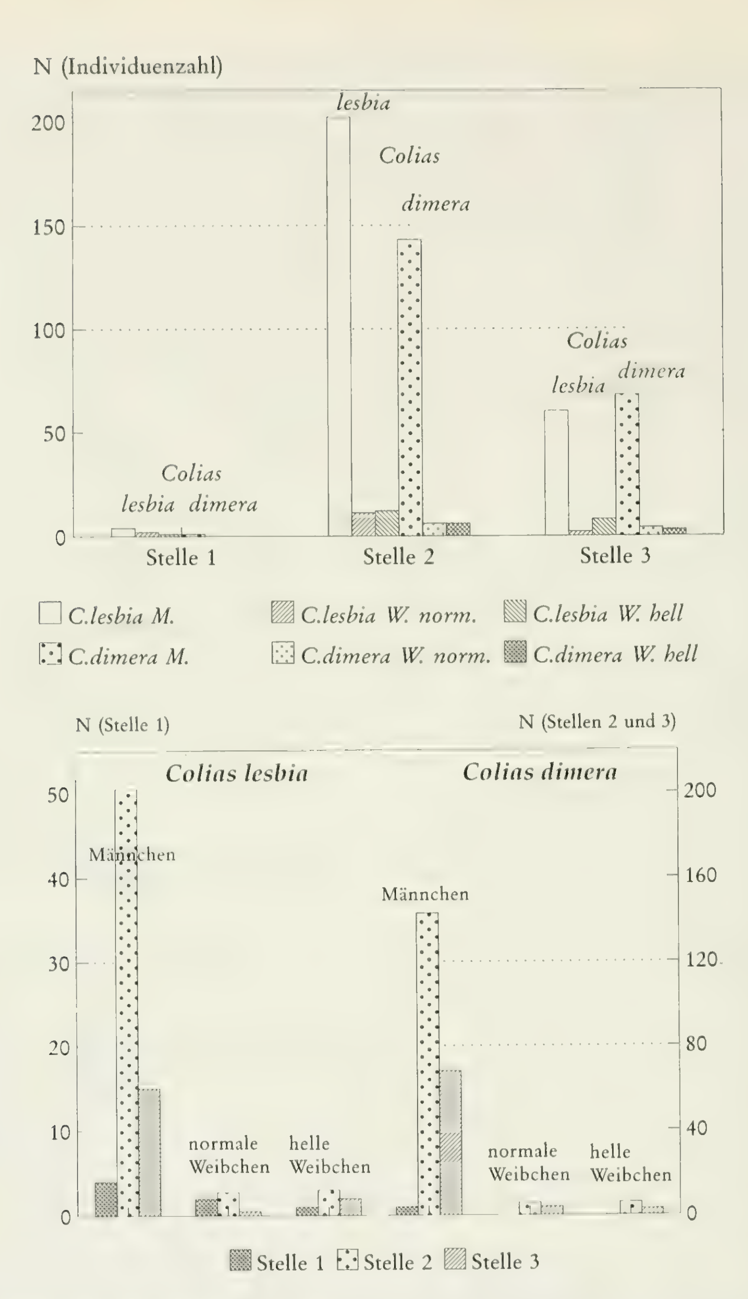


Abb. 4.25. Häufigkeit der Geschlechter der Arten *Colias lesbia* und *Colias dimera* (Pieridae) in verschiedenen Biotopen der Provinz Imbabura (Ecuador). Daten und Erklärung der Stellen 1 bis 3: siehe Tab. 4.16, S. 68.

Faltern der Art *Colias lesbia* (Männchen und ähnlich gefärbte Weibchen) wohl viel selteneren hellen Falter derselben Art (helle Weibchen) waren – soweit vorhanden – nicht auszumachen. Das Auge ermüdet vom Betrachten dieser durcheinanderwirbelnden weißen Massen und muß zwangsläufig einen ähnlich weißen Falter, der nicht der Art *Ascia monuste automate* zuzurechnen ist, übersehen. Das einzige in Tabelle 4.20 registrierte Weibchen dieser hellen Form wurde von einem Männchen entdeckt: Es tauchte in das Gras ab, um kurz darauf in Kopula mit diesem Weibchen weiterzufliegen.

Der "Distelfalter" (*Vanessa carye*, s. Abb. 8.52) paßt im Flug durchaus zu den Männchen und Normalformweibchen der Art *Colias lesbia*, ist seltener als die Pieride, wesentlich scheuer und fliegend mit dem Auge nicht gut zu verfolgen. Sein Orangebraun leuchtet mitunter in der Sonne genauso kräftig wie das von *Colias lesbia*.

Tab. 4.20. Häufigkeit von *Colias lesbia* bei Uspallata, auf einer Wiese am Ufer des Río Uspallata, 1900 m über NN, Argentinien, Provinz Mendoza, an der Straße v. Mendoza nach Santiago de Chile, und bei San Javier, ca. 20 km westl. v. San Miguel de Tucumán, ca. 1200 m über NN, Provinz Tucumán, Argentinien

Art	Uspallata Anzahl am 15.1.1994	San Javier Anzahl am 23.1.1994
Colias lesbia ♂♂	49	39
Colias lesbia ♀♀, Normalform	2	3
Colias lesbia ♀♀, helle Form	0	1
Vanessa carye	2	3
Falter mit weißer Grundfarbe: in Uspallata hauptsächlich *Tatochila* spec., bei San Javier fast ausschließlich *Ascia monuste automate*	198	Tausende
andere Falter, auch dunkle ♀♀ v. *Tatochila*	14	30

Tab. 4.21. Häufigkeit von *Colias vautieri* und ähnlichen Arten bei El Calafate (Lago Argentino, Provinz Santa Cruz, Patagonien, Argentinien) direkt am Seeufer und an den Ufern des Río (Arroyo) Calafate, jeweils 200 m bzw. 250 m über NN, vom 3. bis zum 5.1.1994

Art		Seeufer Anzahl am 3.1.	Seeufer Anzahl am 5.1.	Arroyoufer Anzahl am 4.1.	Arroyoufer Anzahl am 5.1.
Colias vautieri ♂♂		21	45	21	10
Colias vautieri ♀♀	a	26	14	2	5
Tatochila spec. ♂♂	b	6	40	71	35
Tatochila spec. ♀♀		0	4	3	1
Falter mit weißer Grundfarbe [a oder b, evtl. auch c]		5	11	9	6
Argyrophorus argenteus	c	17	368	22	8
Falter mit brauner Grundfarbe		27	108	2	1

Tab. 4.22. Häufigkeit von *Colias blameyi* und ähnlichen Arten bei Cieneguillas, auf 3600 m über NN, ca. 30 km westlich von La Quiaca in der Provinz Jujuy (Nordargentinien), dicht an der bolivianischen Grenze, vom 18.-20.1.1994

Art	Anzahl am 18.1.	Anzahl am 19.1.	Anzahl am 20.1.
Colias blameyi ♂♂	4	16	34
Colias blameyi ♀♀, gelbe Form	4	2	3
Colias blameyi ♀♀, weißliche Form	4	2	9
Colias blameyi hellere ♂♂ oder *Colias blameyi* ♀♀, gelbe Form	*	*	81
Lactista-Heuschrecke	*	*	73
Tatochila bzw. *Ascia*	*	*	21
Falter mit brauner Grundfarbe	*	*	10

* Keine Registrierung

4.6.2.4. *Colias vautieri* am Ostrand der südargentinischen Anden (Abb. 8.52)

Weiter im Süden Argentiniens trifft man am Ostrand der Anden die Art *Colias vautieri*. Alle 47 registrierten Weibchen (s. Tab. 4.21) waren weißlich. Diese Weibchen sehen ihren Männchen im Flug keineswegs ähnlich, können aber mit den im Gebiet fliegenden *Tatochila*arten verwechselt werden, wobei die Ähnlichkeit allerdings nicht so groß ist, daß man etwa ein nahe vorbeifliegendes Weibchen von *Colias vautieri* nicht bei genauerer Betrachtung von den *Tatochila*arten unterscheiden könnte, aber man kann das eben nicht auf den ersten Blick.

Die Art *Argyrophorus argenteus* muß auch in die Ähnlichkeitsgruppe miteinbezogen werden, da diese Art zwar durch die Silberbronzefärbung leicht von den weißlichen Pieriden zu unterscheiden ist, doch ähnelt diese Art bei bestimmten Beleuchtungsverhältnissen eben auch den weißlichen Pieriden und tritt an manchen Stellen zu manchen Zeiten recht häufig auf (vgl. Tab. 4.21). Diese Art, die auch im trockenen Buschland ohne Grasflächen um den See herum nicht selten fliegt, wo *Colias vautieri* kaum zu finden ist, setzt sich gerne mit zusammengeklappten Flügeln auf die nackte Erde. Nähert man sich einem sitzenden Falter, fliegt er auf und setzt sich bald wieder auf die Erde, zeigt also ein für viele Satyrinen typisches Verhalten. Die Silberbronzefärbung kann dabei durchaus als Tarnfärbung verstanden werden, da am argentinischen Ostrand der Anden sehr viele ähnlich gefärbte Stauden zu finden sind.

Bei Bariloche wiederum fliegt zusammen mit der Art *Colias vautieri* der "Distelfalter" *Vanessa carye* (Nymphalinae, s. Abb. 8.52), der weiter nördlich mit *Colias lesbia* vergesellschaftet angetroffen wurde. Die Nymphalide sieht den Männchen der *Colias*art im Flug recht ähnlich.

4.6.2.5. *Colias blameyi* im Andenhochland Nordargentiniens (Abb. 8.53)

In Nordargentinien bei Cieneguillas (3600 m über NN, ca. 30 km westlich von La Quiaca in der Provinz Jujuy, dicht an der bolivianischen Grenze) flog auf Grasflächen in der Ebene rund um die Ansiedlung die Art *Colias blameyi* vom 18. bis zum 20.1.1994 in stattlicher Zahl (vgl. Tab. 4.22).

Die Männchen sind im Flug schwer zu verfolgen, da das meist recht dunkel bestäubte blasse Gelb wenig mit dem grasigen Untergrund kontrastiert, wo der Falter fliegt.

Die Weibchen treten in zwei Formen auf: Ein gelbe Form sieht den Männchen recht ähnlich, eine weiße Form unterscheidet sich wenig von den anderen im Gebiet fliegenden weißen Arten.

Männchen sowie gelbe Weibchen ähneln im Flug sehr einer dort vorkommenden Heuschreckenart (*Lactista* spec., vgl. Abb. 8.53). Eine solche Heuschrecke sieht fliegenden *Colias*faltern mitunter täuschend ähnlich, ist aber von den Faltern zu unterscheiden, wenn man sie länger beobachtet: Der Sprungflug ist geradlinig, die parabolische Flugbahn führt alsbald zur Erde zurück, das Tier läßt vielfach ein – allerdings nicht leicht zu lokalisierendes – Schnarren ertönen.

Die Art *Colias blameyi* wechselt im Vergleich zu anderen südamerikanischen *Colias*arten recht selten die Flugrichtung (vgl. Tab. 4.23). So ergibt der *t*-Test nach STUDENT für die gemittelten *RW/s*-Werte von *Colias dimera* (Daten s. Tab. 10.3, S. 182) und *Colias blameyi*: $df = 11{,}5$, $t \approx 5{,}79$, $1 - F_{df}(t) \approx 0{,}007\%$, also einen höchst signifikanten Unterschied. Erschreckt allerdings kann der Falter sehr signifikant häufiger die Richtung wechseln als während seines normalen Fluges (*t*-Test nach STUDENT: $df = 8{,}5$, $t \approx 4{,}69$, $1 - F_{df}(t) \approx 0{,}19\%$).

Tab. 4.23. Durchschnittliche Häufigkeit des Flugrichtungswechsels pro Sekunde einiger, soweit feststellbar, nicht erschreckter bzw. balzender Falter der Art *Colias blameyi* (Cieneguillas, ca. 30 km westlich von La Quiaca, Provinz Jujuy, Nordargentinien, ca. 3600 m über NN). *RW/s*: Mittelwert der Richtungswechsel pro Sekunde, *S*: zugehörige Standardabweichung, n_{RW}: Stichprobenumfang

Art	*RW/s*	*S*	n_{RW}
Colias blameyi ♂♂	1,21	0,23	14
Colias blameyi ♂♂ (erschreckt)	3,10	0,89	5

4.6.2.6. Zusammenfassende Diskussion

Bei nicht ausgesprochen seltenen Arten mag eine Dezimierung der Männchen durch Freßfeinde durchaus im Sinne einer positiven Genauslese sein. So sind ja vielfach nur die Weibchen einer Art mimetisch, nicht aber die Männchen.

Ein möglicherweise sehr urtümlicher Schutzmechanismus für die Weibchen besteht bei vielen Arten darin, daß z.B. die Männchen ständig emsig in großer Zahl dort fliegen, wo sich auch die viel flugträgeren Weibchen aufhalten, und so für die Weibchen eine Umgebung schaffen, in der sie relativ geschützt sind.

Damit stehen dann die jüngeren Weibchen überwiegend unter dem Schutze der Männchen, die ständig im Zickzackflug durch die Luft fliegen und im Falle der Art *Eurema senegalensis* am Waldrand Stunden hindurch eine gelbe Wolke bilden, in der sich die flugträgeren Weibchen, die weniger und auch nicht so hoch wie die Männchen fliegen, verstecken können.

Zwischen die in den Shimba Hills zu den Beobachtungszeiten häufigeren *Eurema senegalensis*falter ihrerseits mischen sich die Falter der Art *Dixeia spilleri*. Bei der letztgenannten Art fallen ebenfalls die gelben Weibchenformen zwischen den Männchen der eigenen Art und der Art *Eurema senegalensis* nicht weiter auf.

Beide Arten sind sehr wahrscheinlich nicht durch schlechten Geschmack geschützt (SWYNNERTON 1915b, CARPENTER 1942, LARSEN 1991). Ihr Flugverhalten gibt auch keinen Hinweis auf irgendeinen Schutz. Deshalb scheint das Aussehen und Verhalten der Weibchen beider Arten nur darin einen Sinn zu haben, daß Freßfeinde ohnehin schon große Schwierigkeiten haben dürften, aus den "wild" durcheinanderwirbelnden Männchen, die vielfach gelbe "Wolken" über Stauden am Waldrand bilden, einzelne Tiere herauszufangen. Umso geringer noch ist die Wahrscheinlichkeit, daß ein Vogel, der über oder durch diese "Wolke" streicht, eines der frischen (gelben) Weibchen erwischt, die ja niedriger, weniger aktiv und mehr zwischen Kräutern und Gräsern fliegen. Man könnte sagen, die Männchen bauen eine Art Schutzschild für die Weibchen auf.

Ist es zwecks Kopulation nützlich, daß die Weibchen sich bei den Männchenansammlungen aufhalten, so müssen sie sich später zur Eiablage in der Regel wohl von den Sammelplätzen entfernen, um geeignete Futterpflanzen für die Raupen zu finden. Die Situation bei der Art *Eurema senegalensis* erscheint dabei recht ideal, da die frischen Weibchen mehr gelb, die älteren mehr weiß sind. Doch haben die weißen Weibchenformen durchaus auch zwischen den Männchen ihre Vorteile, da ja – zumindest in den Shimba Hills – geeignete Vorbilder im Sinne Batesscher Mimikry (z.B. *Mylothris yulei*) an denselben Plätzen fliegen. Die abweichende Färbung der älteren Weibchen erinnert an die Weibchen von *Euploea mulciber* (vgl. Kap. 4.4.1.2, Diskussion), allerdings mit dem Unterschied, daß die letztgenannten Weibchen zeitlebens stets deutlich von den Männchen differieren.

Es ist auch zu erwarten, daß die Schutzwirkung des "Schutzschildes" abnimmt, wenn die leichter zu fangenden Weibchen in ansehnlicher Zahl zwischen den Männchen fliegen.

Die Ausbildung von zwei Weibchenformen bei *Dixeia spilleri* und die Tatsache, daß frische Weibchen von *Eurema senegalensis* kräftiger gelb als ältere sind, vermindert außerdem die Zahl der weißen Batesschen Nachahmer, was ihren Schutz erhöht.

Generell läßt sich die Ähnlichkeit der beiden genießbaren Arten (in beiden Geschlechtern), aber auch die der Formen beider Arten zu anderen genießbaren Arten nach der neuen Hypothese (vgl. Kap. 4.5.1.3) deuten. Dieser Komplex stellt meiner Meinung nach ein weiteres eindruckvolles Beispiel für konvergente Entwicklung ähnlicher Färbungsmuster bei schmackhaften Arten dar.

Daß die jüngeren Weibchen der Arten *Colotis eucharis evarne* und *Colotis auxo incretus* wie die Männchen kräftig gefärbt sind, mit zunehmendem Alter aber durch Verlust ihrer farbigen Schuppen immer mehr weiß werden, läßt sich vielleicht ganz ähnlich wie bei der Art *Eurema senegalensis* deuten. Das den Männchen von *E. senegalensis* vergleichbare Verhalten der Männchen der beiden *Colotis*arten jedenfalls legt diesen Schluß nahe.

Die Weibchen der häufigsten Form *ione* (TALBOT 1939) von *Colotis ione* profitieren wahrscheinlich – besonders in ihren ersten Lebenstagen – von der Ähnlichkeit zu den Weibchen anderer *Colotis*arten, da frisch geschlüpfte Falter noch nicht so gut fliegen können und ihr Hinterleib mit den Fortpflanzungsorganen noch recht schwer ist (OWEN 1971). Da sie außerdem größer als ähnliche andere *Colotis*arten sind, können sie nicht so dicht über dem Erdboden und zwischen Kräutern und Bodenunebenheiten fliegen wie jene, wodurch sie ebenfalls stärker gefährdet sind als jene. Der Vorteil der Ähnlichkeit zu den anderen, kleineren *Colotis*weibchen mag wohl hauptsächlich darin liegen, daß Freßfeinde diese extrem dicht und richtungswechselreich über dem Erdboden fliegenden Falter erst gar nicht zu attackieren versuchen und

so öfter auch die größeren *Colotis ione*weibchen, die nicht ganz so dicht über dem Erdboden fliegen können, erst gar nicht anzugreifen versuchen (Schutz durch Frustration, vgl. Kap. 4.5.2.3).

Wenn allerdings OWEN (1971) glaubt, daß Schmetterlinge eigentlich nur zu Beginn ihres Lebens des Schutzes vor Freßfeinden bedürfen, wenn sie noch nicht schnell fliegen können, so muß dem nach den dieser Arbeit zugrunde liegenden Beobachtungen widersprochen werden. Da der Hinterleib der Weibchen mit Eiern gefüllt ist, sind sie schwerer und damit nicht so flugtauglich wie die Männchen, deren Hinterleib im wesentlichen nur Fett als Energiespeicher enthält. Zieht man in Betracht, daß ein gewisser Selektionsdruck auf die fliegenden Falter wirkt (vgl. Kap. 4.2), so resultiert aus der geringeren Flugtüchtigkeit der Weibchen zwangsläufig eine größere Gefährdung derselben.

Daß die Weibchenform *xanthoza* seltener als die Form *ione* auftritt, erklärt sich wohl zum Teil aus der geringeren Zahl ähnlicher Arten (*Colotis auxo incretus*, *Eronia leda*, bei beiden Arten vor allem die Weibchen).

Zur Form *natalensis* gibt es zwar viele ähnliche Arten, trotzdem ist auch sie nicht besonders häufig. Das kann daran liegen, daß die ähnlichen Arten vorwiegend Waldbewohner sind, während *Colotis ione* hauptsächlich im trockenen Busch auftritt und kein typischer Waldbewohner ist.

Bei der Form *natalensis* handelt es sich zum Teil wohl um Batessche Mimikry – wenn auch keine genaue –, nicht jedoch bei den beiden anderen Formen.

Ganz allgemein läßt sich sagen, daß Polymorphismus bei genießbaren nichtmimetischen Arten bzw. Formen den Arten einen gewissen Schutz im Sinne der neuen Hypothese bringt (vgl. Kap. 4.5.1.3), da so die Zahl der an den Ähnlichkeitsgruppen beteiligten Arten noch erhöht werden kann.

Nicht gänzlich anders scheint das Auftreten der Weibchenformen und der Männchen der Arten *Colias lesbia* und *Colias dimera* in Ecuador zu erklären zu sein. Die ultraviolette Färbung der Männchen ist möglicherweise ein Signal, das Rivalen abstößt, und damit innerartliche Funktion besitzt (SILBERGLIED 1984). Da die Normalfärbung relativ auffällig ist, hat sie wahrscheinlich soziale und thermoregulatorische (WATT 1968), aber weniger kryptische Funktion.

Auch im Fall dieser beiden *Colias*arten kann man annehmen, daß die höher fliegenden Männchen eine schützende Wolke bilden, in der sich die weniger und tiefer fliegenden Weibchen verstecken können. Den hellen Weibchen kommt der Schutz durch weiße Falter anderer Arten zugute, sei es daß sie als Batessche Nachahmer fungieren, sei es daß sie mit anderen genießbaren Arten einen Ähnlichkeitskomplex im Sinne der neuen Hypothese (vgl. Kap. 4.5.1.3) bilden.

Da die Schutzwirkung, die eine Färbung (normal oder hell) den Weibchen bietet, mit zunehmender Häufigkeit einer Form abnimmt, scheint so der Erhalt beider Formen nebeneinander gesichert.

Diese Erklärung paßt weniger gut zur Situation in Uspallata, wo Falter mit weißer Grundfarbe (*Tatochila*, *Ascia*) bereits sehr zahlreich waren, noch weniger zu der bei San Javier, wo die ziemlich ungenießbare Art *Ascia monuste automate* (POUGH & BROWER 1977, CHAI 1986) in ungeheueren Mengen auftritt. Man muß sich fragen, warum die Selektion nicht bewirken konnte, daß mittlerweile alle Weibchen der weißen Form angehören und damit einen fast hundertprozentigen Schutz als Batessche Nachahmer genießen, vorausgesetzt, die Vorbilder treten an den entsprechenden Orten immer in ausreichender Zahl auf. Das gewonnene Zahlenmaterial reicht nicht für gezielte Vermutungen aus.

Die Weibchen von *Colias vautieri* scheinen überwiegend oder gar ausschließlich weiß zu sein. Das mag auch damit zusammenhängen, daß der häufig wehende starke Wind ein anderes Fliegen der Männchen dieser Art im Vergleich zu den Männchen von *Colias lesbia* und *dimera* Ecuadors nötig macht. Oft genug trägt der Wind die Falter ein großes Stück fort.

Die Art *Argyrophorus argenteus* hat die Silberbronzefärbung wahrscheinlich eher in Anpassung an die im Beobachtungsgebiet (Lago Argentino) häufigen, ähnlich gefärbten Stauden entwickelt als an im selben Gebiet fliegende Weißlinge. Auf Grund der großen Zahl dieser Falter im Beobachtungszeitraum wird ein Freßfeind wohl selten einen dieser Falter für einen Weißling halten. Vielmehr wird wohl ein Weißling von Freßfeinden – im ersten Moment zumindest – für einen solchen silbrigen Satyrinen gehalten. Es gilt ja generell für diese Ähnlichkeit genießbarer Arten, daß sie der selteneren Art mehr Nutzen bringt als der häufigeren.

Größer ist die Ähnlichkeit der Weibchen von *Colias vautieri* mit den Arten der Gattung *Tatochila*, zu manchen mehr als zu anderen. Die Gattung *Tatochila* ist für den Süden Argentiniens charakteristisch, ihre Arten sind fast überall, oft in großer Zahl, präsent. Die Weibchen von *Colias vautieri* fliegen sehr dicht am Boden bzw. zwischen Gräsern und Stauden, nicht so hoch wie die größeren *Tatochila*falter und fallen somit fliegend zwischen ihnen wenig auf. Auch ist ihr Weiß nicht so leuchtend wie das der *Tatochila*arten.

Die Männchen der Art *Colias vautieri* bildeten in der Umgebung von El Calafate eine Gruppe für sich. Sie hoben sich vom Flugverhalten und Aussehen her deutlich von den anderen dort vorkommenden

rotbraunen Arten ab. Das mag aber an anderen Orten anders sein. So konnten vom 6.1. bis zum 8.1.1994 weiter nördlich bei El Chaltén in der Nähe des Fitz-Roy-Bergmassives auf 500 m bis 700 m über NN relativ wenige Falter der Art *Colias vautieri*, aber große Mengen von Faltern der Gattung *Yramea* gezählt werden. Immer wenn eine Art in großen Mengen auftritt, kann man nie ausschließen, daß eine seltenere, nicht ganz unähnliche Art etwas von dieser Ähnlichkeit profitiert. Die Unempfindlichkeit der Falter der Gattung *Yramea* gegenüber Blausäuredämpfen, die an Acraeinen erinnert, ihr gemächlicher Flug und ihre geringe Scheu in dieser Gegend ist ein starker Hinweis darauf, daß es sich bei ihnen um ungenießbare Falter handelt.

Die gelbe Weibchenform von *Colias blameyi* weist Ähnlichkeit zu den Männchen der eigenen Art und gleichzeitig zu der Heuschrecke der Gattung *Lactista* auf. Die Heuschrecke und die gelben Formen der *Colias*art profitieren von dieser Ähnlichkeit zweifelsohne nach dem in Kap. 4.5.1.3 erläuterten Prinzip. Der für *Colias*arten vergleichsweise seltene Wechsel der Flugrichtung rührt daher, daß die Falter immer wieder längere geradlinige Phasen in ihrem Flug zeigen, was die Ähnlichkeit zu der Heuschrecke erhöht.

Die große Höhe (3600 m über NN), die Kargheit der Vegetation, die wohl nicht sehr vielen insektenfressenden Vögeln ausreichend Nahrung bietet, und die wenig auffällige Färbung der Falter, besonders die der dunkleren Männchen, mögen eine solche Flugart erlauben. Doch möchte man dann eher erwarten, daß die gelben Weibchen eine kräftige schwarze Zeichnung wie viele Männchen aufweisen, die ein Verfolgen des Falters mit dem Auge sehr erschwert. Wahrscheinlich richtet sich das charakteristische Gelb eher an die ähnlich gefärbten Heuschrecken.

Die Heuschrecke war sehr zahlreich. Sie trat auch außerhalb der Grasflächen im Buschland auf, wohin sich die *Colias blameyi*falter kaum verirrten, so daß ein Vogel, der ein gelbliches, fliegendes Objekt sieht, zunächst eher an eine Heuschrecke als an einen Falter denken mag, selbst wenn er zur Unterscheidung von Falter und Heuschrecke fähig ist. Die schnell über die Wiesen huschenden Falter ebenso wie die springfliegenden Heuschrecken sind dem Vogel in der Regel wohl nur ganz kurze Zeit so nahe, daß er sie mit höherer Wahrscheinlichkeit erfolgreich attackieren kann. Und ein kürzerer Moment reicht eben nicht zur sicheren Unterscheidung aus.

4.6.3. Die Formen von *Appias nero* und ähnliche Arten (Thailand; Abb. 8.54,55; mit Diskussion)

Appias nero weicht im Aussehen auffällig von den übrigen in Thailand auftretenden *Appias*arten ab (s. Abb. 8.55). In beiden Geschlechtern tritt eine orangebraune und eine kräftig rote Form auf (s. Abb. 8.54). Im Khao Phra Thaew-Park fügt sich die orangebraune Form in die Ähnlichkeitsgruppe der braunen Nymphaliden wie *Cirrochroa emalea* etc. ein, die kräftig rote Form sieht den Männchen von *Cethosia penthesilea* (Nymphalidae) und der Art *Episteme vetula* (Agaristidae) etwas ähnlich (s. Abb. 8.55). Die Arten *Appias nero*, *Cirrochroa emalea* und *Cirrochroa tyche* waren im Flug nicht immer sicher zu unterscheiden.

Die Arten *Danaus genutia* und *Danaus chrysippus* sind den Weibchen der Art *Cethosia penthesilea* recht ähnlich, *Danaus chrysippus* wohl noch mehr als *Danaus genutia*. Die in vom Menschen zerstörten Gebieten oft recht häufige Art *Danaus chrysippus* war allerdings im Khao Phra Thaew-Park nicht aufzufinden. In die Ähnlichkeitsgruppe um *Cirrochroa emalea* kann man die beiden *Danaus*arten nur in geringem Maße einbinden, da letztere in der Regel langsamer, richtungswechselärmer und dichter am Boden fliegen und damit für Freßfeinde vermutlich meist von *Cirrochroa emalea* unterscheidbar sind.

Abbildung 4.26 zeigt, daß *Appias nero* im Beobachtungszeitraum wahrscheinlich häufiger auftrat als die Gesamtheit der anderen Arten in jeder einzelnen Ähnlichkeitsgruppe, daß alle anderen Arten zusammen allerdings die Art *Appias nero* an Zahl übertrafen.

Diskussion:

Während z.B. in Ostafrika die Ausbildung verschiedener Formen innerhalb einer Art im selben Gebiet ausgesprochen häufig auftritt, vor allem im weiblichen Geschlecht, bietet die Art *Appias nero* eines der selteneren Beispiele für den südostasiatischen Raum.

Es ist schwer abzuschätzen, wie groß der Schutz ist, der beiden Formen durch ähnliche ungenießbare Arten zuteil wird (der orangebraunen Form z.B. durch die *Danaus*arten, der roten Form z.B. durch *Episteme vetula*). Auch ist nichts über die Genießbarkeit der Art *Cethosia penthesilea* bekannt. Ihre nahe Verwandtschaft zu den südamerikanischen Heliconiinen und der *RW/s*-Wert der Männchen, der genau zwischen

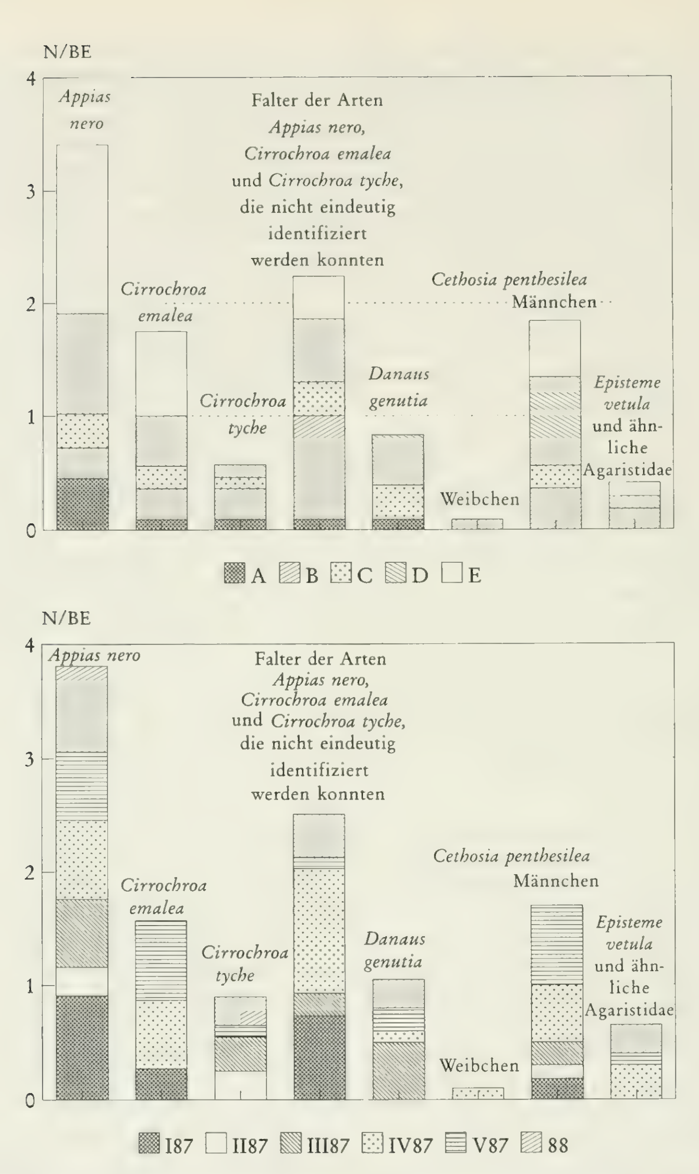


Abb. 4.26. Häufigkeit des Auftretens von *Appias nero* und ähnlichen Arten im Khao Phra Thaew-Park (Phuket, Thailand) in den Zonen A bis E des Beobachtungsweges (obere Graphik) bzw. in den Beobachtungsperioden I87-V87 und 88 (untere Graphik). N/BE: Anzahl pro Beobachtungseinheit (≈ 30 min). Definition der Zonen A-E bzw. Perioden I87-88 s. Kap. 2.2 bzw. 3.2.1.

Bereich I und II liegt (vgl. Kap.4.1.1, S. 25-26), deutet eher auf eine gewisse Giftigkeit dieser Art hin. Allzu groß kann der Schutz nicht sein, da die beiden Formen von *Appias nero* zusammen mit anderen genießbaren Arten die "Vorbilder" zahlenmäßig übertreffen und auch das Flugverhalten nicht zu dem der "Vorbilder" paßt.

Man muß wohl die neue Hypothese (vgl. Kap. 4.5.1.3), die den Nutzen von ähnlichen Arten unterschiedlicher stammesgeschichtlicher Herkunft erklärt, mit ins Spiel bringen. Der Dimorphismus der Art wirkt dabei sicher dem sinnvollen Klassifizierungsbestreben der fliegenden Freßfeinde entgegen und nutzt der Art.

4.6.4. *Mylothris agathina* und ihre "Nachahmer" (Kenia; Abb. 8.56-58; mit Diskussion)

Die Art *Belenois thysa* sieht zwar der Art *Mylothris agathina* ähnlich, speziell im weiblichen Geschlecht (s. Abb. 8.56), fliegend allerdings sind Falter der Art *Belenois thysa* – vor allem die Männchen – von der Art *Mylothris agathina* leicht zu unterscheiden.

Wie Abbildung 4.2 zeigt (S. 27), fliegen Männchen und Weibchen von *Mylothris agathina* richtungswechselärmer als beide Geschlechter von *Belenois thysa*. Der *t*-Test nach STUDENT (Daten s. Tab. 10.2, S. 181) ergibt für die Männchen der beiden Arten einen höchst signifikanten Unterschied bzgl. der *RW/s*-Werte ($df = 10$, $t \approx 7{,}14$, $1-F_{df}(t) \approx 0{,}0016\%$), die Weibchen von *Belenois thysa*, die in zwei Formen auftreten (s. Abb. 8.56), welche in der Färbung gut mit beiden Geschlechtern von *Mylothris agathina* korrespondieren, unterscheiden sich ebenfalls hinsichtlich des *RW/s*-Mittelwertes von den Weibchen von *Mylothris agathina*, und zwar sehr signifikant ($df = 6$, $t \approx 3{,}77$, $1-F_{df}(t) \approx 0{,}47\%$), aber sogar auch noch signifikant von den *Mylothris agathina* ♂♂ ($df = 8{,}5$, $t \approx 2{,}76$, $1-F_{df}(t) \approx 2{,}0\%$). Die Weibchen von *Belenois thysa* wechseln allerdings signifikant seltener die Flugrichtung als die Männchen der eigenen Art ($df = 7{,}5$, $t \approx 2{,}87$, $1-F_{df}(t) \approx 1{,}4\%$).

Nicht überall – früheren Erfahrungen zufolge auch nicht zu jeder Zeit – ist das "Vorbild" häufiger als der "Nachahmer". So trat zwar *Mylothris agathina* im Süden Kenias (Diani Beach, Shimba Hills) zu den Beobachtungszeiten zahlreicher auf als *Belenois thysa*, im Sokoke-Arabuko-Wald jedoch war die Art *Mylothris agathina* kaum auffindbar, während die Art *Belenois thysa* dort sehr häufig anzutreffen war (s. Abb. 4.27 bzw. Tab. 4.24). Es sind jeweils die Häufigkeitszahlen der *Mylothris agathina* ♂♂ mit den ♂♂ und den A-Typ-♀♀ von *Belenois thysa* zu vergleichen wie auch die Anzahl der *Mylothris agathina* ♀♀ mit den D-Typ-♀♀ von *Belenois thysa*.

Die Typen wurden wie folgt festgelegt:

Typ A: *Mylothris agathina* ♂♂ und ähnliche Falter (s. Abb. 8.56)

Typ B: ähnlich wie Typ A, d.h. mit gelben oder ockergelben Hinterflügeln (die Hinterflügel beidseitig oder nur unten gelb), aber ohne orangen Wurzelfleck auf der Unterseite der Vorderflügel

Typ C: Grundfarbe weiß

Typ D: *Mylothris agathina* ♀♀ und ähnliche Falter (s. Abb. 8.56)

Alle Typen weisen zusätzlich mehr oder weniger ausgedehnte schwarze Zeichnungselemente auf.

In Tabelle 4.24 sind die aufgeführten Arten bzw. Formen Gruppen zugeordnet (d. h. den Typen A, B, C und D, s. o.). Tatsächlich ließen sich noch weit mehr Untergruppen bilden, wenn man z.B. die Ausdehnung der schwarzen Zeichnung oder die Gelbfärbung (mehr ockergelb oder mehr schwefelgelb, kräftig gelb oder blaßgelb, Hinterflügel oben und unten oder nur unten gelb gefärbt usw.) genauer analysiert. Die Abbildungen 8.56-58 mögen einen unvollständigen Eindruck von der Vielfalt geben, vor allem im weiblichen Geschlecht.

Verbindet eine Art (Form) zwei solche Gruppen, so ist das entsprechend vermerkt (z.B. A-B: *Belenois thysa* ♂♂). Dabei kann die Art (Form) zwischen den Typen eine Mittelstellung einnehmen oder durch ihre Variabilität – sei sie kontinuierlich oder diskontinuierlich (Polymorphismus) – beiden Typen zuzurechnen sein. Aufgrund der Variabilität innerhalb der Arten, vor allem im weiblichen Geschlecht (s. z.B. die Weibchenformen von *Appias sabina* der Abbildungen 8.56-58), und den verschiedenen verwirklichten Kombinationen der wenigen Farbkomponenten ist eine solche Klassifizierung schwierig und dient nur einer groben Einordnung. So können z.B. Männchen von *Belenois thysa* mit dottergelber Hinterflügelunterseite und weißer Hinterflügeloberseite im schnellen Flug auch den *Appias lasti*faltern mit beidseitig gelben Hinterflügeln recht ähnlich sehen etc.

Nicht nur die Weibchen des Typs A von *Belenois thysa*, sondern auch die Männchen dieser Art sehen im Flug den Männchen von *Mylothris agathina* mehr oder weniger ähnlich: Der Basalfleck auf der Unterseite der Vorderflügel kann unterschiedlich groß und mehr gelblich bzw. mehr orange wie bei den *Mylothris agathina* ♂♂ gefärbt sein. Jedenfalls zeigen die Männchen von *Belenois thysa* alle Übergänge von Formen mit weißer Grundfarbe und gelber Hinterflügelunterseite (Typ B) bis hin zu solchen, die zusammen mit den A-Typ-Weibchen von *Belenois thysa* den Männchen von *Mylothris agathina* recht ähnlich sehen (s. Abb. 8.57, 2. Spalte, 3.-5. Falter).

Die *Belenois thysa*weibchen vom Typ A lernt man im Laufe der Zeit relativ gut von den Männchen von *Mylothris agathina* zu unterscheiden, wobei ihre Häufigkeit an manchen Orten (s. Abb. 4.27) sicher dazu beiträgt. Sie von den Männchen der eigenen Art zu unterscheiden kostet viel Mühe und ist manchmal sogar unmöglich.

Die Falter von *Mylothris agathina* neigen dazu, sich von den anderen, ihnen ähnlichen Faltern abzusetzen, allerdings nicht völlig, weil die Weibchen von *Mylothris agathina* – begleitet von den Männchen – auch häufig die Futterpflanze ihrer Raupe (*Loranthus*, WILLIAMS 1969) dort finden, wo die "Nachahmer" fliegen.

Da die Übergänge der Falter vom Typ A über Typ B bis hin zum Typ C fließend sind, Typ D aber auch mit Typ B durch Übergänge verbunden ist (vgl. Abb. 8.56-58 und Tab. 4.24), existiert ein Ähnlichkeitskomplex, der nicht zu jeder Zeit und an jedem Ort überwiegend aus ungenießbaren Individuen besteht:

Recht schwierig ist es, die nicht häufigen Weibchen von *Nepheronia argia* (vgl. Tab. 4.24 und Abb. 8.57) von den Männchen von *Mylothris agathina* zu unterscheiden.

Die Art *Mylothris yulei* verbindet die Typen A und C, da die Falter – vom blaß gelborangen Basalfleck der Vorderflügelunter- wie -oberseite abgesehen – rein weiß sind. Diese Art konnte nur in den Shimba Hills angetroffen werden.

Die Weibchen von *Appias sabina* vom Typ A (s. Abb. 8.56-58) kann man mit Männchen der beiden Arten *Mylothris agathina* oder *Belenois thysa*, leichter fast noch mit Faltern der Art *Appias lasti* verwechseln, vor allem, wenn die Hinterflügel mehr schwefel- und nicht ockergelb gefärbt sind und der Wurzelfleck der Vorderflügelunterseite mehr gelb als rötlich orange ausgebildet ist (s. Abb. 8.56, 3. Reihe, 2. Falter). Es treten bei den Weibchen von *Appias sabina* aber auch Formen auf, die den Männchen der eigenen Art gleichen

Tab. 4.24. Häufigkeit verschiedener Tagfalterarten an der kenianischen Küste, die zumindest in einem Geschlecht den Arten *Mylothris agathina* (♂♂ oder ♀♀) oder *Mylothris yulei* ähnlich sehen. ns: nicht schmackhaft, s: genießbar, C*: Die Flügel der Männchen von *Nepheronia thalassina* sind nur gleich nach dem Schlüpfen weiß, bekommen aber bald einen bläulichen Schimmer, der im Laufe ihres Lebens an Kräftigkeit gewinnt.

Erklärung der Typen s. Text S. 97		Shimba Hills, Diani		Arabuko-Sokoke Forest		Mombasa, Kilifi (Küste)	
Typ	Art, Geschlecht	ns	s	ns	s	ns	s
A	*Mylothris agathina* ♂♂	39		1		7	
A	*Belenois thysa* ♀♀ [1]		4		8		0
A	*Appias sabina* ♀♀ [2]		0		5		0
A	*Nepheronia argia* ♀♀		3		2		0
A-B	*Belenois thysa* ♂♂		24		110		0
B	*Appias lasti* ♂♂		8		0		0
B	*Eronia cleodora* ♂♂		0		17		1
B-C	*Appias lasti* ♀♀		2		9		0
B-C	*Nepheronia thalassina* ♀♀		0		4		0
B-C	*Belenois creona* ♂♂		8		24		25
C	*Catopsilia florella* ♂♂		3		5		4
C	*Belenois gidica* ♂♂		0		1		4
C	*Nepheronia buqueti*		0		0		4
C	*Nepheronia argia* ♂♂		2		7		0
C*	*Nepheronia thalassina* ♂♂		3		16		0
C	*Appias sabina* ♂♂		0		27		0
C	*Dixeia charina liliana*		3		5		2
C	*Appias epaphia* ♂♂		0		29		0
C-A	*Appias sabina* ♀♀ [2]		0		3		0
C-A	*Mylothris yulei*	59		0		0	
D	*Mylothris agathina* ♀♀	13		2		6	
D	*Belenois thysa* ♀♀ [1]		5		6		0
D-B	*Belenois creona* ♀♀		3		3		8
D-B	*Eronia cleodora* ♀♀		1		3		0
D-B	*Catopsilia florella* ♀♀		3		6		2

[1] Die Weibchen von *Belenois thysa* treten an der kenianischen Küste in zwei Hauptformen auf:
Typ A: ähnlich den Männchen von *Mylothris agathina*
Typ D: ähnlich den Weibchen von *Mylothris agathina*

[2] Die Weibchen von *Appias sabina* treten an der kenianischen Küste in zwei Hauptformen auf:
Typ A: ähnlich den Männchen von *Mylothris agathina*
Typ C-A: ähnlich, aber nicht mit gelben, sondern weißen Hinterflügeln

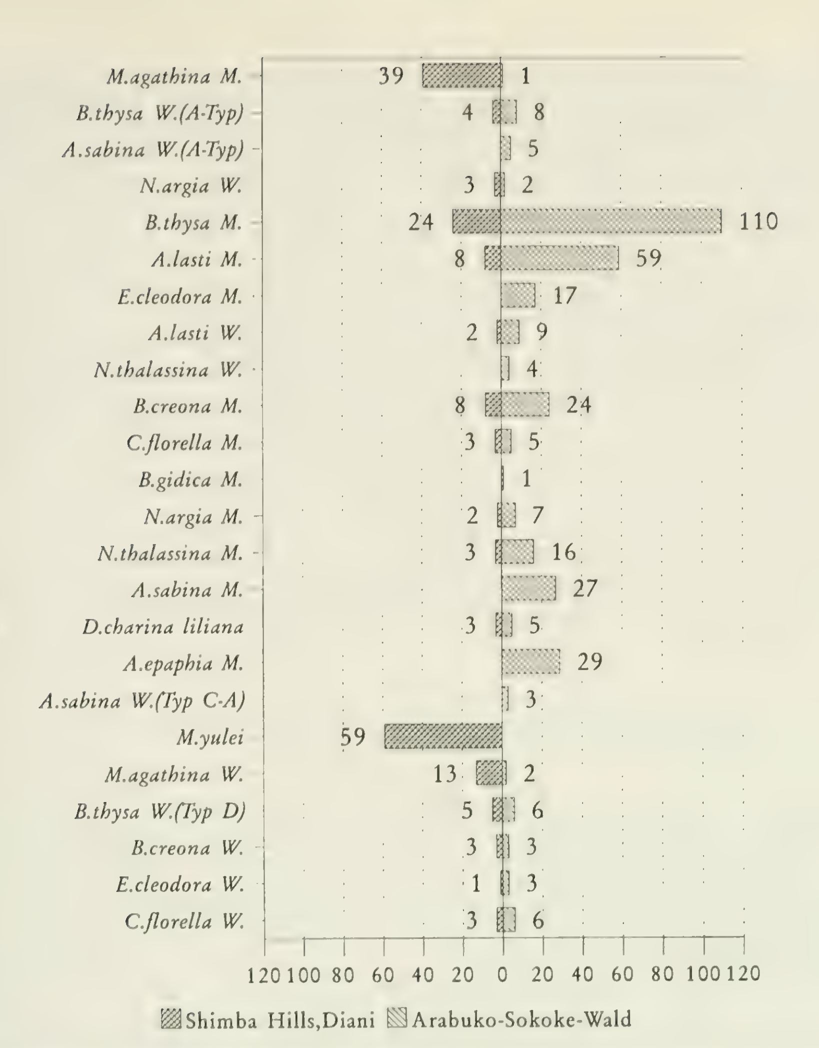


Abb. 4.27. Häufigkeit des Auftretens verschiedener Tagfalterarten an der kenianischen Küste, die zumindest in einem Geschlecht den Männchen oder Weibchen der Art *Mylothris agathina* oder der Art *Mylothris yulei* ähnlich sehen. Genaue Daten s. Tab. 4.24, Erklärung der Typen s. Text S. 97.

(Typ C-A), d.h. ohne gelbe Hinterflügel, aber im Gegensatz zu den Männchen mit orangem Basalfleck auf der Unterseite der Vorderflügel (s. Abb. 8.58). Die *Appias sabina* ♀♀ mit kräftig gelben Hinterflügeln (s. Abb. 8.57) stellen eine Verbindung zwischen den Männchen von *Mylothris agathina* und beiden Geschlechtern der Art *Appias lasti* her, welche ihrerseits wiederum einer Weibchenform von *Nepheronia thalassina* gleicht (s. Abb. 8.57).

Bezieht man einerseits noch die überwiegend weiß wirkenden Männchen von *Eronia cleodora* und von *Belenois creona* mit gelber Hinterflügelunterseite mit ein (s. Abb. 8.57) und bedenkt, daß gewisse Weibchenformen von *Appias sabina* (Typ C-A) und die soeben erwähnten Arten im schnellen Flug durchaus auch bereits mehr weiß als gelb wirken (s. Abb. 8.57, 4. Reihe, 1. Falter), so lassen sich an diese Ähnlichkeitsgruppe auch die Falter mit weißer Grundfarbe anschließen (s. Abb. 8.58).

Da die Weibchen von *Catopsilia florella* weiß wie die Männchen oder gelb sein können (s. Abb. 8.50 und 8.58), wird durch diese Art und die Arten *Belenois creona* und *Eronia cleodora*, deren Weibchen ebenfalls gelb sein können, möglicherweise noch eine Brücke zu anderen gelben Faltern (z.B. *Colotis protomedia*, s. Abb. 8.50, *Eurema* spec., s. Abb. 8.48, etc.) geschlagen.

In Wäldern der kenianischen Küste sammelt sich längs gewisser Waldwege oder an manchen Waldrändern ein solches Gewirr von ähnlichen Arten bzw. Formen an, daß es unmöglich ist, all diese Falter im Flug eindeutig zu identifizieren. Immer wieder erkennt man häufiger auftretende Arten und Formen und mißidentifiziert unter diesen fliegende seltenere Arten und Formen. Die Abbildungen 8.56, 8.57 und 8. 58 sollen einen Eindruck von der Vielfalt vermitteln.

Diskussion:

Die Ähnlichkeit der Arten *Mylothris agathina* (Männchen), *Belenois thysa* und *Appias sabina* (Weibchen) ist lange bekannt, die Arten sind z.B. in WICKLER (1968) zusammen mit der Art *Dixeia orbona vidua* (Weibchen), die an der kenianischen Küste nirgends angetroffen werden konnte, als Beispiel für Batessche Mimikry abgebildet, wenn auch z.T. unter ungültigen wissenschaftlichen Namen. Die Abbildung könnte noch um die Weibchen der Art *Nepheronia argia* ergänzt werden.

Die lapidare Feststellung, alle genannten Arten (teilweise nur die Weibchen) seien Batessche Nachahmer der ungenießbaren *Mylothris agathina* ♂♂, stößt auf Widersprüche:

- Die "Nachahmer" vom Typ A übertreffen mancherorts (z.B. Arabuko-Sokoke-Wald) und zu manchen Zeiten die Vorbilder zahlenmäßig erheblich.
- Die "Nachahmer" sind durch ihr Flugverhalten oft von den Vorbildern unterscheidbar. Die Tatsache, daß die *Belenois thysa* ♀♀ signifikant seltener die Flugrichtung wechselten als die ♂♂, kann auch daran liegen, daß Weibchen vieler Arten mit ihrem schwereren Hinterleib nicht so rasant fliegen können wie die Männchen (OWEN 1971, MARDEN 1992).
- Die "Nachahmer" sehen aufgrund ihrer Flugweise in der Luft auch anderen Arten bzw. Formen ähnlich, die sich vom Vorbild deutlicher abheben. Es treten bei ihnen nichtmimetische neben mimetischen Formen auf ähnlich wie bei *Heliconius doris* (Heliconiinae), eine Art, die als schwaches Müllersches Vorbild gilt (HUHEEY 1976, 1980b, 1988).

Besser lassen sich all diese Fakten erklären, wenn man auch die Schutzwirkung der Ähnlichkeit nicht näher verwandter, genießbarer Arten (Formen) mit ins Spiel bringt (vgl. Kap. 4.5.1.3). Es ergibt sich folgendes Bild:

Da die Art *Mylothris agathina* nicht selten in vom Menschen beeinflußten Gebieten recht häufig auftritt, ja mitunter sogar in großen Mengen nach Regenfällen in Gärten umherfliegt, ist es eher unwahrscheinlich, daß sie früher deutlich häufiger war als die Art *Belenois thysa*, die wohl nur in geringerem Maße als Kulturfolger anzusehen ist (LARSEN 1991).

Die schnell fliegenden Männchen von *Belenois thysa* sind durch ihre Flugweise von den *Mylothris agathina* ♂♂ unterscheidbar und genießen deshalb vermutlich wenig Schutz.

Die den Männchen der eigenen Art ähnlichen Weibchen von *Belenois thysa* (Typ A) sind wohl, da sie – ähnlich wie viele Weißlingsweibchen (vgl. Kap. 4.6.2) – langsamer und weniger, mehr zwischen den Pflanzen fliegen, durch die Männchen der eigenen Art und die Männchen von *Mylothris agathina* geschützt, wenn auch nach ganz unterschiedlichen Prinzipien.

Die andere Weibchenform von *Belenois thysa* (Typ D) profitiert hauptsächlich durch ihre Ähnlichkeit zu den ungenießbaren Weibchen von *Mylothris agathina*.

Die Tatsache, daß die Weibchen von *Belenois thysa* sich im Flugverhalten der Art *Mylothris agathina* nähern, aber doch häufiger die Flugrichtung wechseln als das Vorbild und sich sehr dicht zwischen den Blättern und im Gestrüpp aufhalten, mag auf die nicht allzu große Qualität des Schutzes hindeuten. Etwas besser geschützt erscheinen z.B. die nicht häufigen Weibchen von *Nepheronia argia*, die im Flug von den Vorbildern kaum zu unterscheiden sind, wobei die Seltenheit wohl einem Erlernen der geringen Unterschiede zum Vorbild entgegenwirkt.

Alles in allem kann man feststellen, daß die Nachahmung der Art *Mylothris agathina* im Sinne Batesscher Mimikry nur **ein** Grund für die Ähnlichkeit dieser Arten sein kann. Mindestens ebenso wichtig – wenn nicht sogar noch bedeutsamer – ist wohl die Tatsache, daß Freßfeinden Vertreter verschiedener Gattungen fliegend vielfach ähnlicher erscheinen als Arten derselben Gattung.

Die Art *Mylothris yulei* mag an eng begrenzten Stellen als ungenießbares Mitvorbild dienen (z.B. Shimba Hills). Doch scheint sie direkt an der kenianischen Küste extrem lokal oder gar nicht aufzutreten (TALBOT 1944, LARSEN 1991).

Welchen Grund kann man nunmehr dafür angeben, daß an der kenianischen Küste ein derartiges

Gewirr von ähnlichen Arten bzw. Formen zu finden ist, das es immer schwierig, ja oft sogar unmöglich macht, einzelne Falter im Flug artlich zu differenzieren, obwohl der Komplex insgesamt sehr vielgestaltig ist und sehr wohl mehrere Ähnlichkeitsgruppen unterschieden werden können?

Von der oben bereits diskutierten Batesschen Mimikry mit dem Problem, daß wenigen Vorbildern ein Heer genießbarer Nachahmer gegenübersteht, einmal abgesehen, läßt sich zusätzlich der Nutzen der Ähnlichkeit genießbarer Arten nach der neuen Hypothese (Kap. 4.5.1.3) ins Spiel bringen. Nach dieser Hypothese genießen die am Komplex beteiligten Arten und Formen einen gewissen Schutz, die selteneren mehr als die häufigeren.

Das kann möglicherweise ein Grund dafür sein, daß sehr seltene nichtmimetische Arten bzw. Formen in manchen Gebieten nicht aussterben. In diesem Zusammenhang seien zwei an der kenianischen Küste recht seltene Weibchenformen von *Papilio dardanus* erwähnt, die nicht besonders gut zu Acraeinen- und Danainenvorbildern passen (s. Abb. 8.59). Eine der beiden Weibchenformen sieht einer Weibchenform von *Pseudacraea lucretia* (ebenfalls nicht häufig) ähnlicher als den Vorbildern (s. Abb. 8.59), was sich vielleicht bei entsprechender Seltenheit nicht so nachteilig auswirkt.

Inwieweit "apostatic selection" (Owen 1971) beim Erhalt dieser seltenen Arten bzw. Formen eine Rolle spielt, ist schwer abzuschätzen. Direkte Hinweise aus den Faltergemeinschaften der kenianischen Küste für die Richtigkeit der Hypothese ließen sich nicht finden. Nach dieser Theorie sollen seltene, von allen anderen Faltern deutlich abweichende Formen einen Selektionsvorteil dadurch besitzen, daß die Vögel normalerweise keine Suchbilder für diese Formen entwickeln und unbekannte Nahrung nicht so ohne weiteres probieren. Jedenfalls ließen sich bei auffälligen, abweichenden, aber seltenen Formen gewisser Arten immer auch ähnliche Arten bzw. Formen entdecken, wenn auch nicht immer in großer Zahl und auch nicht an allen Orten und zu jeder Zeit.

4.6.5. *Amauris ochlea* und ähnliche Arten an der kenianischen Küstenregion (Abb. 8.32; mit Diskussion)

Wie Tabelle 4.15 und Abbildung 4.15 (S. 64 und 65) zeigen, flogen Anfang August 1988 im Shimba Hills-Park (Makadara-Wald) viele schwarzweiße Falter verschiedener Gattungen und Familien. Die abgrenzbare Ähnlichkeitsgruppe um *Amauris niavius* ist bereits in Kapitel 4.4.3.1 abgehandelt.

Bei den nunmehr noch zu besprechenden schwarzweißen Falter handelt es sich um *Amauris ochlea* (Danainae), *Hypolimnas deceptor* (Nymphalinae), *Pseudacraea eurytus* ♀ (Nymphalinae), *Pseudacraea lucretia* ♂, ♀ z.T. (Nymphalinae), *Acraea satis* ♀ (Acraeinae), *Acraea natalica* ♀ z.T. (Acraeinae), *Acraea esebria* ♀ (Acraeinae), *Appias epaphia* ♀ (Pieridae), *Colotis ione* ♀-f. *natalensis* (Pieridae), in geringerem Maße auch *Acraea encedon* ♀ (Acraeinae) und *Neptis* spec. (Nymphalinae).

Bezieht man zu den Daten des Shimba Hills-Parks die Situation im Wald bei Diani und im Arabuko-Sokoke-Wald mit ein, so ergeben sich folgende bemerkenswerte Tatsachen:

Im Arabuko-Sokoke-Wald fehlen weitgehend die ungenießbaren Vorbilder der Familie Danainae (*Amauris ochlea*, auch *Amauris niavius*), die Vorbilder aus der Familie Acraeinae (Weibchen von *Acraea satis*, Weibchen von *Acraea natalica* und einige andere seltenere schwarz-weiße Weibchenformen anderer *Acraea*arten) treten zahlenmäßig stark zurück.

Im Gebiet der Shimba Hills trat zwar zur Beobachtungszeit das Vorbild *Amauris ochlea* in großen Mengen auf (s. Abb. 4.15, untere Graphik), jedoch – wie auch die *Euploea*falter im Khao Phra Thaew-Park – sonderten sie sich großenteils ab, so daß im Wald selbst wiederum die "Nachahmer" in der Überzahl waren, während die Art *Amauris ochlea* zu Hunderten in einigen Kilometer Entfernung an krautigen Pflanzen anzutreffen war.

Die Art *Danaus chrysippus* (s. Abb. 8.59) – nebenbei bemerkt – sondert sich extrem ab. Sie war im Grasland fernab von den beobachteten Falteransammlungen recht häufig anzutreffen. Nie jedoch konnte zu den Beobachtungszeiten ein Exemplar zwischen den Ansammlungen der anderen Arten entdeckt werden.

Die ungenießbaren Acraeinen- und Danainenvorbilder wechseln selten die Flugrichtung pro Sekunde, die "Nachahmer" ebenfalls (s. Abb. 4.2, S. 27). Erschreckt ändern manche "Nachahmer" ihr Flugverhalten höchst signifikant, indem sie auf einen richtungswechselreichen Zickzackflug umstellen (s. *Hypolimnas deceptor*, Tab. 4.2, S. 30).

In Abbildung 4.15 (untere Graphik) sind die häufigeren schwarz-weißen Arten der Tab. 4.15 ohne die Gattung *Neptis*, deren Arten im Flug wohl doch recht selten mit Faltern der zu besprechenden Ähnlich-

keitsgruppe verwechselt werden dürften, zahlenmäßig dargestellt. Generell läßt sich sagen, daß die ungenießbaren Acraeinenvorbilder zwar dort fliegen, wo sich auch die "Nachahmer" zu Grüppchen ansammeln, aber je nach Ort (oder Zeit) nicht in ausreichender Zahl, um den "Nachahmern" im Sinne Batesscher Mimikry genügend Schutz zu bieten. Die giftige Danainenart *Amauris ochlea* trat im August 1988 im Shimba Hills-Park zwar in großen Mengen auf, die Falter sonderten sich aber ab, wie schon gesagt. Sie waren direkt bei den Ansammlungen der anderen Falter kaum zu finden. Beobachtungen von LARSEN (1991) – ebenfalls in den Shimba Hills – scheinen das zu bestätigen.

Diskussion:

Da gewisse "Nachahmer" durchaus in der Lage wären, durch schnelle Richtungswechsel während des Fluges das Risiko, gefangen zu werden, zu vermindern (vgl. *Hypolimnas deceptor*, Abb. 4.2 und Tab. 4.2), es normalerweise aber nicht tun, muß angenommen werden, daß der Schutz durch ihre äußerliche Ähnlichkeit – auch im Flugverhalten – mit dem Vorbild (in erster Linie wohl mit dem häufigen Vorbild *Amauris ochlea*) mehr Selektionsvor- als -nachteile bringt, auch wenn die Vorbilder sich wenigstens teil- bzw. zeitweise absetzen.

Man kann annehmen, daß die genießbaren schwarz-weißen Arten (Formen), die sogar z.T. verschiedenen Familien angehören, von ihrer Ähnlichkeit im Sinne der neuen Hypothese (vgl. Kap. 4.5.1.3) profitieren. Ihre Tracht liefert ihnen aber – je nach Ort oder Zeit – auch einen gewissen Schutz als Batessche Nachahmer.

Die schwarz-weißen Weibchen der *Acraea*arten, die nur in geringer Zahl auftraten, sonderten sich nicht ab, sondern flogen grundsätzlich zwischen den Nachahmern. Die Begründung dafür könnte sein:

Es bringt wahrscheinlich auch einer seltenen, geschützten Art mehr Vorteile, sich zwischen häufigeren, ungeschützten Arten aufzuhalten als sich abzusondern, da ja seltene warngefärbte, ungenießbare Arten unter Druck geraten können, wenn keine anderen Mitglieder eines Müllerschen Ringes mit derselben Warnfärbung vorhanden sind (TURNER 1984a, vgl. Kap. 4.4.2.2.).

Natürlich wäre es für diese *Acraea*weibchen vorteilhaft, sich zu den sich absondernden *Amauris ochlea*faltern zu gesellen, so wie es die *Delias*arten gerne tun (vgl. Kap. 4.4.1.2., S. 49). Es mag vielleicht Zufall sein, daß solch eine Anpassung noch nicht erfolgt ist. Es ist aber auch zu bedenken, daß Weibchen geeignete Futterpflanzen für die Raupen aufsuchen müssen. Zu diesem Zweck zerstreuen sie sich wohl auf der Suche nach geeigneten Eiablagestellen ohnehin mehr.

Auch im Khao Phra Thaew-Park wurden während der Regenzeit die Falteranhäufungen der *Euploea*arten kleiner und parallel dazu tauchten immer mehr dieser Arten an anderen Stellen in geringer Zahl oder gar einzeln auf (vor allem die Weibchen von *Euploea mulciber*, vgl. Kap. 4.4.1.2.).

Müßten also von seltenen, ungenießbaren Arten größere Wege zu Ansammlungen häufigerer, geschützter Arten zurückgelegt werden, so könnte die Gefährdung unterwegs größer sein als der Nutzen solchen Tuns, zumal wenn die Futterpflanze der Raupe nicht in der Nähe wächst.

Daß diese selteneren ungenießbaren Falter in den Ansammlungen genießbarer Falter "willkommen" sind, steht außer Zweifel, da sie ja eine geringe Schutzwirkung für die "Nachahmer" entfalten. Über die Gründe, warum es für die ungenießbaren Falter selbst auch besser ist, sich solchen Gruppierungen anzuschließen, kann man vorerst nur spekulieren. Möglicherweise spielt es auch eine Rolle, daß in einer Gruppe von Faltern der einzelne besser geschützt ist als ein solitäres Individuum (HAMILTON 1971).

4.7. Abschließende Diskussion

Die Aussage, alle Ähnlichkeiten in tropischen Schmetterlingsgemeinschaften lassen sich durch konvergente und parallele Evolution und Advergenz erklären (BROWER & BROWER 1972), scheinen die vorliegenden Untersuchungsergebnisse weitgehend zu bestätigen. Durch Anwendung der Theorien von BATES (1862) und MÜLLER (1878) jedoch lassen sich viele erstaunliche Ähnlichkeiten gar nicht oder nur zum Teil verstehen.

Konvergente und parallele Evolution kann eben auch zu "**Verwirrgenossenschaften**" genießbarer Falter (Theorie s. auch Kap. 4.5.1.3, S. 72) führen bzw. sie erhalten, nicht nur zu **Warngenossenschaften** wie bei der Müllerschen Mimikry. Gleichen sich nicht näher verwandte Arten im Flug, so muß wohl die Erfolgsquote bei der Jagd auf fliegende Falter durch insektenfressende Vögel bzgl. solch einer Ähnlichkeitsgruppe absinken, falls die beteiligten Arten auf Attacken unterschiedlich reagieren, was bei nur

entfernter Verwandtschaft denkbar erscheint.

In Tabelle 4.25 sind der besseren Übersichtlichkeit wegen Gemeinsamkeiten und Unterschiede von Müllerscher (A) und Batesscher (B) Mimikry und des neuen Konzepts der Verwirrgenossenschaften genießbarer Arten (C) einander gegenübergestellt. Als Grundlage diente eine informative Tabelle aus HUHEEY (1988).

Wo die Bedingungen nicht klar definiert sind wie in einem Batesschen Vorbild-Nachahmer System, wo der Freßfeind wohlschmeckende und ungenießbare Beute nicht unterscheiden kann, kann er keine beste Strategie entwickeln (TURNER et al. 1984). Dasselbe muß auch gelten, wenn verwandtschaftlich sich nicht nahestehende Arten zusammen auftreten, sich im Flug recht ähnlich sehen, auf Angriffe der Freßfeinde aber verschieden reagieren.

Während im Fall der Müllerschen Mimikry Vorbild, Nachahmer und Freßfeind von der Ähnlichkeit profitieren, bei der Batesschen Mimikry jedoch nur der Nachahmer, nicht aber das Vorbild und auch nicht der Freßfeind (BENSON 1977, HUHEEY 1984), ziehen bei der konvergenten Farbmusterentwicklung bei nicht näher verwandten, genießbaren Arten (C) Vorbild und Nachahmer Nutzen aus der Ähnlichkeit, nicht aber der Freßfeind, der durch die Verminderung seines Fangerfolges geschädigt wird. Wird eine Schmetterlingsart viel häufiger als die andere, so nimmt der Schutz der häufigeren stark ab zugunsten der selteneren, da sich der Freßfeind wahrscheinlich auf die häufigere einstellt, d.h. in Bezug auf sie seine Jagdmethode optimiert. Bezeichnen wir einen Selektionsvorteil mit "+", einen Selektionsnachteil mit "–", so ergibt sich folgendes Schema:

	A	B	C
Vorbild	+	–	+
Nachahmer	+	+	+
Freßfeind	+	–	–

Aus den ersten beiden Zeilen des Schemas (Vorbild und Nachahmer) ergibt sich, daß in den Fällen A und C die am Mimikryring beteiligten Arten einander immer ähnlicher werden können, ja daß oft eine seltene Art (Form) von der häufigeren aufgesaugt wird (für den Fall der Müllerschen Mimikry vgl. SHEPPARD et al. 1985, TURNER 1988).

Aus der 2. Spalte (B) resultiert, daß im Falle Batesscher Mimikry sich das Vorbild absetzt (HUHEEY 1984), während der Nachahmer zum Vorbild hin advergiert (BROWER & BROWER 1972).

Aus der 3. Zeile (Freßfeind) ergibt sich, daß es sich im Falle Müllerscher Mimikry als vorteilhaft erweisen kann, wenn die Falter langsam, richtungswechselarm fliegen und eine Warntracht besitzen. Im Gegensatz dazu fliegen die Falter im Fall C schnell mit häufigen Richtungswechseln, s. folgendes Schema:

Flugverhalten	A	B	C
Vorbild	langsam, richtungswechselarm	langsam, richtungswechselarm	schnell, richtungswechselreich
Nachahmer	langsam, richtungswechselarm	langsam, richtungswechselarm	schnell, richtungswechselreich

Im Falle Müllerscher Mimikry (A) können die Falter langsam fliegen, sich also dem Freßfeind als ungenießbar zu erkennen geben.

Im Gegensatz dazu fliegen die Falter im Fall C schnell mit häufigen Richtungswechseln. Eine langsame, richtungswechselarme Flugweise verbietet sich für die meisten genießbaren Falter von vornherein, da sie so ganz leicht von Freßfeinden im Flug erbeutet werden könnten.

Handelt es sich um Batessche Mimikry (B), würde eine schnelle Flugweise den Nachahmer vom Vorbild unterscheidbar machen und die Schutzwirkung der morphologischen Ähnlichkeit des genießbaren Nachahmers zum ungenießbaren Vorbild wohl weitgehend zerstören.

Die Forderung, bei Batesscher Mimikry müsse das Vorbild häufiger als der Nachahmer sein, sollte besser umformuliert werden. Batessche Mimikry bietet dann dem genießbaren Nachahmer ausreichend Schutz, wenn die Freßfeinde bei Attacken auf die für sie nicht unterscheidbaren Falter mit größerer Wahrscheinlichkeit auf das Vorbild als auf den Nachahmer treffen.

Das kann der Fall sein, wenn die Vorbilder vor den Nachahmern auftreten und der Freßfeind sein Interesse an Faltern der entsprechenden Warntracht bereits verloren hat, wenn die Nachahmer erscheinen,

Tab. 4.25. Vergleich zwischen Müllerscher (A) und Batesscher Mimikry (B) und der konvergenten Farbmusterentwicklung bei genießbaren Arten (C). Als Basis diente eine Tabelle (Table 1) aus Huheey (1988), die abgewandelt und entsprechend ergänzt wurde.

	A	B	C
(1) Freßfeind	Cott 1940 Der Freßfeind erlernt die Warntracht und vermeidet so ungenießbare Beute.	Cott 1940 Der Freßfeind wird getäuscht, da genießbare Arten die Warntracht ungenießbarer Arten imitieren.	Der Freßfeind kann die genießbaren Arten nicht sinnvoll nach dem Flug- bzw. Fluchtverhalten klassifizieren, weil nah verwandte Arten, ja sogar Formen derselben Art, sehr verschieden aussehen und sich mitunter auch unterschiedlich verhalten, während stammesgeschichtlich sich fernerstehende Arten im Flug kaum zu unterscheiden sind.
(2) Häufigkeit von Vorbild und Nachahmer	Cott 1940 Keine Einschränkung: Je höher die Individuenzahl, desto besser der Schutz für das einzelne Lebewesen Sheppard 1958 Alle Arten können in beliebiger Häufigkeit auftreten. Turner et al. 1984 Nimmt der Nachahmer an Zahl zu, wächst der Vorteil für beide Arten.	Cott 1940, Turner 1984a Die Nachahmer müssen seltener als die Vorbilder sein. Wird der Nachahmer zu häufig, so steigt die Bereitschaft zu (probeweisen) Attacken beim Freßfeind stark an.[1] Sheppard 1958 Das Vorbild muß in der Regel häufiger als der Nachahmer sein. Andernfalls könnte der Freßfeind nicht lernen, Tiere mit der entsprechenden Warntracht zu meiden. Turner et al. 1984 Nimmt der Nachahmer an Zahl zu, so vermindert sich der Vorteil für ihn selbst, das Vorbild wird stärker attackiert.	Keine Einschränkung: Ähnlich wie im Fall A genießt jedoch die seltenere Art bei abweichendem Flug- und Fluchtverhalten einen stärkeren Schutz als die häufigere, auf die sich der Freßfeind in der Regel besser einstellen können wird. Wird eine Art in ihrer Ähnlichkeitsgruppe sehr häufig gegenüber allen anderen, so läßt die Schutzwirkung für sie nach. Nimmt der Nachahmer an Zahl zu, so wächst der Vorteil für das Vorbild, für den Nachahmer nimmt er ab.
(3) Häufigkeitsabhängigkeit	Huheey 1984 nein	Huheey 1984 ja, Häufigkeit des Nachahmers hängt von der Häufigkeit des Vorbilds ab.	Der Vorteil für eine Art hängt von ihrer relativen Häufigkeit und ihrem Flug- bzw. Fluchtverhalten ab: Je seltener die Art, je abweichender ihr Flug- bzw. Fluchtverhalten, umso besser die Schutzwirkung.
(4) Genauigkeit der mimetischen Ähnlichkeit	Cott 1940, Huheey 1988 nicht notwendigerweise groß	Cott 1940 groß: Nachahmer muß mit Vorbild verwechselt werden.[2]	Die Ähnlichkeit muß nur im schnellen Flug groß sein, da die genießbaren Arten nicht langsam mit wenigen Richtungswechseln fliegen können, ohne ihr Leben stark zu gefährden: Je größer die Ähnlichkeit im schnellen Flug umso besser
(5) Art der Ähnlichkeit		Sheppard 1958 Die Ähnlichkeit beschränkt sich auf äußerlich sichtbare Strukturen, Färbung, Zeichnung oder Verhalten.	Siehe B !

	A	B	C
(6) Genießbarkeit und Färbung	SHEPPARD 1958 Alle Arten besitzen eine Warntracht und sind geschützt.	SHEPPARD 1958 Das Vorbild muß relativ ungenießbar oder anderweitig geschützt sein, es muß auffällig gefärbt sein.	Alle Arten genießbar; im schnellen Flug sind formauflösende Färbungen und Zeichnungen wohl besonders geeignet.
(7) Polymorphismus	SHEPPARD 1958 selten	SHEPPARD 1958 häufig	häufig: Der Grad an Verwirrung der Freßfeinde nimmt durch Polymorphismus zu, so daß sie die Falter nicht mehr sinnvoll (nach ähnlichem Flug- bzw. Fluchtverhalten) klassifizieren können.
(8) Täuschung	HUHEEY 1984 nein	HUHEEY 1984 ja	nein, aber Verhinderung sinnvoller Klassifizierung
(9) Wer profitiert von der Ähnlichkeit?	FISHER 1958, HUHEEY 1984 Vorbild: ja[3] Nachahmer: ja[3] Freßfeind: ja	HUHEEY 1984 Vorbild: nein Nachahmer: ja Freßfeind: nein	Vorbild: ja[3] Nachahmer: ja[3] Freßfeind: nein
(10) Verteilung im Raum	HUHEEY 1984 Sammeln sich die Falter an einer Stelle an, so wird der Lernerfolg beim Freßfeind gesteigert.	HUHEEY 1984 Gleichmäßige Verteilung der Nachahmer, so daß der Freßfeind nicht wiederholt mit ihnen zusammentrifft und so lernen kann.	Fliegen mehrere verschiedene Arten am selben Ort, so führt das zur Verwirrung des Freßfeindes.
(11) Vorkommen am selben Ort	HUHEEY 1984 ja, aber nicht strikt	SHEPPARD 1958, HUHEEY 1984 ja, ganz allgemein strikt	ja: strikt
(12) Vorkommen zur selben Zeit	HUHEEY 1984 ja, aber nicht strikt	COTT 1940, HUHEEY 1984 ja, aber nicht so strikt, wie man früher glaubte (SHEPPARD 1958)[4]	ja, aber nicht ganz strikt
(13) Verhalten	HUHEEY 1984 auffällig, langsamer Flug	SWYNNERTON 1915a, HUHEEY 1984 Der Nachahmer verhält sich eher unauffällig wie kryptisch gefärbte Arten.	schneller Flug mit häufigen Richtungswechseln, scheu bzw. vorsichtig
(14) Zähigkeit und Langlebigkeit	HUHEEY 1984 ja	HUHEEY 1984 Vorbilder: ja Nachahmer: nein	nein
(15) Evolutionstendenz	HUHEEY 1984, TURNER et al. 1984 Konvergenz	BROWER & BROWER 1972, HUHEEY 1984, TURNER et al. 1984 Advergenz: Nachahmer advergieren zu den Vorbildern hin, Vorbilder versuchen zu "entkommen".	Konvergenz

[1] Trotz alledem möchte man meinen, daß ein Teilschutz immer noch besser ist als gar kein Schutz. Aus zwei Gründen jedoch kann ein System mit Nachahmern, die häufiger sind als die Vorbilder, in der Regel nicht über lange Zeit hinweg erhalten bleiben: Zum einen müssen die Nachahmer so langsam fliegen wie die Vorbilder, um nicht von ihnen unterscheidbar zu werden. Damit erhöht sich für die Nachahmer das Risiko, getötet zu werden, durch das langsame Fliegen mehr als sich die Überlebenschancen vergrößern durch den Vorteil, von Zeit zu Zeit fälschlicherweise in Ruhe gelassen zu werden. Zum anderen führt der starke Selektionsdruck auf die Vorbilder dazu, daß sie sich zeitlich bzw. örtlich von den Nachahmern absetzen.

[2] Da die Vorbilder in der Regel langsam fliegen, müssen auch die Nachahmer langsam fliegen, damit sie nicht durch ihr Flugverhalten von den Vorbildern unterschieden werden können. Die Ähnlichkeit muß größer sein als im Fall C.

[3] Die seltenere Art zieht bei gleicher Genieß- bzw. Ungenießbarkeit größeren Nutzen aus der Ähnlichkeit.

[4] Vorbild und Nachahmer müssen nicht immer zur selben Zeit auftreten (ROTHSCHILD 1963, HUHEEY 1980a, 1984, BRODIE 1981, GILBERT 1983, WALDBAUER 1988).

oder aber durch das Verhalten erreicht werden (vgl. Tab. 4.25, Punkt 13 auf S. 105).

Möglichst genaue Übereinstimmung im äußeren Erscheinungsbild zwischen Vorbild und Nachahmer bei der Batesschen Mimikry, wie sie von vielen Forschern immer wieder gefordert wurde (COTT 1940, PASTEUR 1982, POUGH 1988, HUHEEY 1988, WALDBAUER 1988), erhöht sicher den Schutz der Nachahmer deutlich. Damit der Nachahmer nicht vom Vorbild unscheidbar wird, muß er nicht nur die auffällige Warntracht des Vorbilds, sondern auch dessen langsame, richtungswechselarme Flugweise kopieren, die es natürlich einem Freßfeind leichter macht, auf geringe Unterschiede zu achten.

Doch kann auch ungenaue Ähnlichkeit zwischen Vorbildern und Batesschen Nachahmern recht wirkungsvoll sein (s. auch MÜHLMANN 1934, WINDECKER 1939, DUNCAN & SHEPPARD 1965, BROWER 1958a, BROWER, ALCOCK & BROWER 1971), und zwar

wenn ein Nachahmer zwar keinem Mitglied eines Müllerschen Mimikryringes, die ja einander nicht so perfekt kopieren müssen (COTT 1940), besonders gleicht, aber vielen doch so ähnlich sieht, daß er dem generalisierten Bild entspricht, das die Freßfeinde von den für sie ungenießbaren Faltern des Ringes entwickeln.

wenn der Nachahmer sehr selten zwischen viel häufigeren Vorbildern auftritt.

wenn er die Fähigkeit besitzt, attackiert im letzten Augenblick dem Freßfeind blitzschnell auszuweichen.

Je unangenehmer außerdem die Erfahrungen mit einem Vorbild (z.B. *Pachliopta aristolochiae*) für einen Freßfeind sind, desto weniger präzise darf die Mimikry durch den Nachahmer sein (BROWER & BROWER 1965, DUNCAN & SHEPPARD 1965, CZAPLICKI et al. 1976, GOODALE & SNEDDON 1977, POUGH 1988). Auch attraktive alternative Beute läßt eine ungenauere Mimikry zu (SCHULER 1974).

Bei Fall C (Konvergenzgruppen genießbarer Arten) ist keine besonders große Ähnlichkeit zu erwarten, da die beteiligten Arten sich nur im schnellen Flug gleichen müssen und oft wohl auch nur auf den ersten Blick.

Da Batessche Mimikry nur wirken kann, wenn Vorbild und Nachahmer am selben Ort und zur selben Zeit auftreten, sind Fälle von Vorbild-Nachahmer-Paaren seltener als Müllersche Mimikryringe, an welche sich Batessche Nachahmer angehängt haben. Die Fixierung eines Nachahmers auf nur ein Vorbild schränkt ihn auf das Verbreitungsgebiet und die Flugzeit des Vorbildes ein, weil die falsche Warntracht dem Nachahmer außerhalb dieser beiden limitierenden Faktoren schwere Nachteile bringt. Oft gelingt es allerdings solchen Nachahmern mit nur einem passenden Vorbild, durch Ausbildung von Unterarten bzw. Formen in verschiedenen Gebieten sich unterschiedlichen Vorbildern anzugleichen.

Stabilere Verhältnisse bekommt man in allen drei Fällen (A, B und C), wenn mehr als zwei Arten an einem Ähnlichkeitskomplex beteiligt sind. Man hat dann mitunter Müllersche Mimikryringe vor sich, an die sich Batessche Nachahmer angehängt haben, wobei die artliche Zusammensetzung von Gebiet zu Gebiet, aber auch zeitlich variiert. Vergleichbares gilt auch für die Ähnlichkeitsgruppen genießbarer Falter, die sich ebenfalls je nach Ort und Zeit unterschiedlich zusammensetzen können.

Die Forderung der Gleichzeitigkeit ist nicht so strikt zu verstehen. Es ist im Fall B mitunter ausreichend oder sogar besser, wenn die Vorbilder vor den Nachahmern erscheinen, so daß Freßfeinde nach ausschließlich unangenehmen Erfahrungen mit den ungenießbaren Faltern die Nachahmer wenig beachten (ROTHSCHILD 1963, HUHEEY 1980a, 1984, BRODIE 1981, GILBERT 1983). Hierbei spielt auch eine Rolle, wann z.B. unerfahrende Jungvögel flügge werden (WALDBAUER 1988). Ungenießbare Falter tendieren dazu, sich im Verhalten und Aussehen von genießbaren Nachahmern wegzuentwickeln, da sie so die Wahrscheinlichkeit erhöhen, daß Freßfeinde sie bereits im Flug unterscheiden können und ungeschoren lassen (FISHER 1958, TURNER 1975, MATTHEWS 1977, GITTLEMAN et al. 1980, HARVEY et al. 1982). Daher begünstigt die Selektion Absetzbewegungen der Vorbilder, die den Schutz der Nachahmer reduzieren.

Ungenießbare Falter neigen auch vielfach dazu, sich von den übrigen Faltern abzusondern und sich an bestimmten Stellen anzusammeln (FISHER 1958, ARNOLD 1978, AXELROD & HAMILTON 1981, HARVEY 1983, BROWER 1988a). Zwischen den Vorbildern dieser Ansammlungen finden sich dann mitunter Batessche Nachahmer (s. z.B. Kap. 4.4.2.1), nicht selten jedoch sind die Falteranhäufungen praktisch frei von Nachahmern (z.B. *Euploea*ansammlungen). Ein Grund könnte sein, daß z.B. die *Euploea*falter sehr dicht zusammenrücken, -fliegen und auch -sitzen, so daß ein Freßfeind leicht diese Gruppen auf genießbare Falter überprüfen und diese herauspicken könnte, vergleichbar der Situation im mexikanischen Hochland, wo Vögel aus den Ansammlungen von *Danaus plexippus* weniger giftige Falter fressen (BROWER 1988b).

Entsprechendes gilt auch für sehr giftige Arten: Sie besitzen mitunter eine eigene Warntracht, die sie von weniger giftigen Arten unterscheidbar macht (HUHEEY 1988), und sondern sich von den anderen Faltern, auch den schwächer giftigen ab (z.B. *Atrophaneura varuna varuna*, Phuket, Thailand).

Die Advergenz des Batesschen Nachahmer hin zum Vorbild (vgl. Kap. 1.2) bezieht sich wohl mehr auf Zeichnung und Färbung der beteiligten Arten. Örtlich oder zeitlich dem "lästigen" Nachahmer auszuweichen, scheint für die Vorbildern leichter zu sein.

Erstaunlich ist es, daß auch immer wieder zwischen den Ansammlungen ungenießbarer Falter mit einheitlicher Warntracht einige ebenfalls ungenießbare Falter auftreten, die sich nicht absondern, aber stark von der Einheitstracht abweichen (z.B. *Euploea*arten, vgl. Kap. 4.4.1.2). Mögliche Ursachen dafür werden im angegebenen Kapitel diskutiert.

Seltene, ungenießbare Arten jedoch schließen sich mitunter Ansammlungen genießbarer Falter gleicher Färbung an, ebenso wie genießbare, aber nicht nahe verwandte Arten zu Verwirrgenossenschaften konvergieren.

Durch Fütterungsexperimente nachzuweisen, daß Nachahmer im Sinne Batesscher Mimikry von Freßfeinden aufgrund schlechter Vorerfahrungen mit den Vorbildern in Ruhe gelassen werden, ist relativ einfach.

Schwieriger ist es wohl, den verminderten Fangerfolg von Vögeln nachzuweisen, wenn sie verschiedene genießbare, nicht nah verwandte Falterarten nicht unterscheiden können, und mehrere von diesen ihnen ohne bestimmte Regelmäßigkeit angeboten werden, obwohl solche Untersuchungen sehr interessant und lohnend sein dürften.

Einen Hinweis auf die Richtigkeit der Theorie könnte Vogel Nr. 2 von CHAI (1986) geliefert haben. Er lehnte anfänglich den genießbaren Satyrinen *Cithaerias menander* ab, fraß ihn aber später. Vorerfahrungen, die CHAI's Vögel (1986) besaßen, mögen dabei eine Rolle gespielt haben, sei es die Transparenz der Flügel, die den Vogel an ungenießbare Ithomiinen erinnerte, sei es die Schwierigkeit, diese Falter zu fangen: Sie huschen im Unterholz der lichtarmen zentral- bzw. südamerikanischen Regenwälder ganz dicht über dem Erdboden im Zickzackflug dahin, wobei vor allem ihre auffälligen rosafarbenen Makel der Hinterflügel zu sehen sind. Nun weist aber kein Ithomiine das charakteristische Rosa der Satyrinenart auf, an dem man sie sofort und einwandfrei von allen Ithomiinen unterscheiden kann, sehr wohl findet man aber Libellen mit solchen rosafarbenen Flecken auf ihren ebenfalls durchsichtigen Flügeln. Damit ist in diesem Fall vielleicht eher eine Konvergenz genießbarer, aber stammesgeschichtlich fernstehender Insektenarten im Spiel. Die spezielle Schwierigkeit für Vögel, die Falterart zu fangen – die rosa Flecke lenken außerdem vom kurzen Körper ab auf nicht lebenswichtige Körperteile, nämlich die Hinterflügelenden – kann für die anfängliche Ablehnung verantwortlich gewesen sein. Es läge dann wohl eine Abdressur durch Frustration vor (vgl. Kap. 4.5.2.3), ein Spezialfall der neuen Hypothese.

MARDEN (1992) vermutet (vgl. auch Kap. 4.5.2.3), genießbare, leichter zu fangende Falter könnten eine auffällige Färbung annehmen wie andere genießbare Falter, die aber im Flug fast nicht zu erbeuten sind. Daß sich wenig überzeugende Beispiele für diesen Fall finden ließen, mag daher rühren, daß der weniger flugtüchtige Nachahmer immer und überall viel seltener bleiben muß als das Vorbild, da ihm sonst seine auffällige Färbung wohl mehr Nachteile als Vorteile bringt. Tatsächlich konnten mehr Beispiele dafür gefunden werden, daß eine seltene genießbare Art sehr richtungswechselreich und schnell zwischen anderen ihr ähnlichen genießbaren Arten flog, die zwar häufiger waren, aber nicht so rasant und richtungswechselreich flogen.

Für die weitreichende Bedeutung des Prinzips der Verwirrgenossenschaften (Fall C) sprechen viele Untersuchungsergebisse der vorliegenden Arbeit. Es kann kein Zufall sein, daß sich oft nah verwandte Arten einer Gattung, ja oft nur verschiedene Formen derselben Art viel stärker unterscheiden als Vertreter verschiedener Gattungen. Es liegen auch Beispiele dafür vor, daß sich genießbare Arten verschiedener Familien, ja sogar Ordnungen aus den in Kap. 4.5.1.3 dargelegten Gründen im Flug sehr ähnlich sehen.

Doch ist die Demonstration dieser Gegebenheit schwerer zu erbringen als im Falle der Batesschen bzw. Mullerschen Mimikry: Die beteiligten Falter müssen sich nur im schnellen Flug ähnlich sehen. Handelt es sich um Batessche Mimikry, sieht die Situation ganz anders aus. Die Vorbilder fliegen langsam und versetzen die Freßfeinde in die Lage, ihre Färbung relativ deutlich zu sehen. Damit wirkt ein viel starkerer Selektionsdruck auf die Nachahmer, den Vorbildern auch in Ruhe oder langsamer Bewegung ähnlich zu sein.

So wie man zwischen Batesscher und Müllerscher Mimikry alle Übergänge finden kann (vgl. Schluß von Kap. 1.3), obwohl zwischen beiden Mimikryarten ein prinzipieller Unterschied besteht, sind auch

zwischen diesen beiden Mimikryformen und dem neu vorgestellten Prinzip von der Konvergenz bzw. dem Parallelismus genießbarer Arten alle Zwischenstufen denkbar.

Fragt man nun vielleicht nach Schmetterlingsarten, die mit keiner der drei Theorien etwas zu tun haben, so kann man z.B. an viele kryptisch gefärbte Satyrinen, aber auch an auffällig gefärbte Papilioniden oder Vertreter der Gattung *Charaxes* (Nymphalidae) denken.

Polymorphismus tritt bei Batesscher Mimikry häufig (vgl. Kap. 1.2), bei Müllerscher Mimikry jedoch selten (vgl. Kap. 1.3) auf. Handelt es sich um vermutlich schwach giftige Arten (z.B. Ithomiinae bei Sto. Domingo de los Colorados, Ecuador), so nähert sich die Situation möglicherweise etwas dem Batesschen Fall, d.h. die am Müllerschen Ring beteiligten Arten neigen ebenfalls z.T. zum Polymorphismus. Genießbare Arten, die Konvergenzgruppen nicht näher verwandter Arten angehören, bilden ebenfalls öfters verschiedene Morphen aus, an der kenianischen Küste vor allem im weiblichen Geschlecht. Es scheint bei nicht wenigen Arten vorzukommen, daß eine oder mehrere Morphen (vor allem Weibchenformen) als Batessche Nachahmer auftreten, aber auch nichtmimetische Formen daneben existieren, die dann einer Konvergenzgruppe angehören oder einfach den Männchen der eigenen Art ähnlich sehen. HUHEEY (1976, 1988) beschreibt die Existenz von kryptischen neben mimetischen Weibchenmorphen. Bei den Familien der Pieridae und Papilionidae z.B. sind die nichtmimetischen Formen vermutlich in der Regel nicht kryptisch.

Die neue Hypothese, die erklären kann, wieso es auch für nicht nahe verwandte genießbare Arten vorteilhaft sein mag, zu einem ähnlichen Erscheinungsbild im schnelleren Flug zu konvergieren, macht auch verständlich, daß nicht immer bei der Entwicklung Batesscher oder Müllerscher Mimikry eine anfängliche Makromutation gefordert werden muß, durch die eine Art in den Phänotypenvariationsbereich der anderen gelangt (TURNER 1984a, SHEPPARD et al. 1985). Werden in einer Konvergenzgruppe genießbarer Arten eine oder mehrere ungenießbar, so kann Batessche oder Müllersche Mimikry entstehen. Die bereits vorhandene Ähnlichkeit muß dann noch verfeinert werden und auch im langsamen Flug eintreten.

5. Zusammenfassung /Summary / Resumen

5.1. Zusammenfassung

1. Präpariertes Museumsmaterial gibt keine Auskunft über das Flugverhalten von Faltern und informiert nur in beschränktem Maße über die Farbeindrücke, die von einem fliegenden Schmetterling ausgehen mögen, und zwar umso weniger, je richtungswechselreicher und schneller sein Flug ist.
   Deshalb wurden am Tag fliegende Falter aufgrund ihres Erscheinungsbildes im Flug **Ähnlichkeitsgruppen** zugeordnet, die Häufigkeiten der einzelnen Arten innerhalb der verschiedenen Ähnlichkeitsgruppen registriert und ihr Flugverhalten untersucht, wobei das Kennen- und Unterscheidenlernen der Arten im Freiland in der Regel allen anderen Erhebungen vorausging.
2. Es wurden vorwiegend tropische Tagfaltergemeinschaften **Asiens** (hauptsächlich im Khao Phra Thaew-Park auf der thailändischen Insel Phuket), **Afrikas** (vor allem an der kenianischen Küste) und **Südamerikas** (in erster Linie in Ecuador, aber auch in Argentinien und dem südöstlichen Brasilien) erforscht.
3. Die Freilanduntersuchungen erfolgten in den Jahren 1985 bis 1994.
4. Der Selektionsdruck auf die Falter durch **Freßfeinde** – vor allem Vögel – wurde im Freiland durch direkte Beobachtung und indirekte Erschließung auf Grund von getöteten Faltern bzw. deren Überresten oder lebenden Faltern mit Pickmarken erfaßt.
5. Zur Feststellung der **Genießbarkeit** der Falter für Freßfeinde wurden im Khao Phra Thaew-Park Thailands **Fütterungsexperimente** mit unerfahrenen Jungvögeln der Dajaldrossel *Copsychus saularis* durchgeführt, ansonsten wurden die in der Literatur zu findenden Aussagen über die (relative) Genießbarkeit der Arten herangezogen.
6. Ziel war es, die gewonnenen Daten mit den Theorien der **Batesschen** und **Müllerschen Mimikry** in Einklang zu bringen, und zwar unter Beachtung der von späteren Forschern aufgestellten Charakteristika beider Theorien und unter Einbeziehung des Flugverhaltens.
7. Um das **Flugverhalten** der Falter zu klassifizieren, wurden die Häufigkeit der Richtungswechsel des mehr oder weniger ausgeprägten Zickzackfluges erfaßt und die einzelnen Durchschnittswerte gemittelt. Die so erhaltenen Mittelwerte (im folgenden kurz *RW/s*-Werte genannt) konnten dann unter Anwendung des *t*-Testes nach STUDENT miteinander verglichen werden.
8. Es ergab sich in Asien, Afrika und Südamerika eine höchst signifikante **Korrelation** zwischen **kleinen *RW/s*-Werten und Ungenießbarkeit** und auch zwischen **höheren *RW/s*-Werten und Genießbarkeit** der Falter, wobei die Batesschen Nachahmer, die ihren Vorbildern auch im Flug ähnlich sehen müssen, ebenfalls kleine *RW/s*-Werte aufweisen, jedenfalls solange sie nicht attackiert werden. Angegriffen steigern sie die Häufigkeit der Flugrichtungwechsel pro Sekunde meist signifikant, während die Vorbilder auch nach Attacken ihren *RW/s*-Wert in der Regel beibehalten, obwohl bei einigen balzenden Männchen derselben Arten eine sehr signifikante Abweichung nach oben beobachtet werden konnte.
9. **Attacken der Freßfeinde** – vor allem der Vögel – wurden in Asien, Afrika und Südamerika sowohl gegen ungenießbare als auch gegen genießbare Falter registriert, wobei es sich zeigte, daß ungenießbare Falter höchst signifikant seltener attackiert wurden als genießbare.
10. Die **Fütterungsexperimente** bestätigen die in der Literatur zu findenden Vorstellungen von der Ungenießbarkeit der thailändischen Tagfalterarten, soweit sie getestet werden konnten: Arten der Gattungen *Danaus* und *Euploea* (Danainae) und die Papilioniden *Atrophaneura coon* und *Pachliopta aristolochiae* wurden verschmäht, nur die letzte Art bereits beim ersten Kontakt mit ihr. Die Schutzwirkung der Batesschen Mimikry für die mimetischen Weibchen der Arten *Papilio polytes* und *Papilio memnon* konnte im Experiment nachgewiesen werden wie auch die besonders abschreckende Wirkung des Vorbildes *Pachliopta aristolochiae.*
11. In vielen Fällen **Batesscher Mimikry** konnte das Auftreten von Vorbildern und Nachahmern am selben Ort und zur selben Zeit bestätigt werden. Es zeigte sich allerdings bei dem überschaubaren Batesschen Mimikry-System der Arten *Pachliopta aristolochiae* und *Atrophaneura coon* (Vorbilder) und den Weibchen von *Papilio polytes* und *Papilio memnon* (Nachahmer) auf Phuket, daß die Art *Papilio polytes* ihr Häufigkeitsmaximum zeitlich versetzt nach den Vorbildern erreichte. Erscheinen die Vorbilder vor den Nachahmern, so erhöht das deren Schutz. Örtliche Separation jeglicher Art muß aber den Schutz der Nachahmer vermindern. In diesem Zusammenhang ist wohl die Neigung vieler Vorbilder zu sehen, sich lokal – oft in großen Mengen – anzusammeln und sich so von den Nachahmern abzusetzen (z.B. Arten der Gattung *Euploea*). Die Advergenz der Nachahmer hin zu den Vorbildern bewirkt oft nicht,

daß sich die Nachahmer auch zwischen diese Falteransammlungen mischen.
Batessche Nachahmer kopieren nicht nur das morphologische Erscheinungsbild der Vorbilder, sondern auch deren Art zu fliegen, was sich in einem ähnlich niedrigen *RW/s*-Wert ausdrückt, wie er für viele Vorbilder charakteristisch ist. Im Fall der Arten *Papilio polytes* und *Papilio memnon*, bei denen nur die Weibchen mimetisch sind, weichen deren *RW/s*-Werte höchst signifikant von denen der Männchen der eigenen Art nach unten ab.
Die perfekte Nachahmung **einer** ungenießbaren Art durch eine genießbare mag auch zu Problemen führen: So konnte eine bemerkenswerte Asynchronität zwischen dem Vorbild *Parantica aspasia* und den mimetischen Weibchen von *Pareronia valeria* festgestellt werden.
In der Regel sehen die Batesschen Nachahmer allen Mitgliedern eines Müllerschen Mimikryringes ähnlich, ohne eine Art speziell besonders gut zu imitieren.

12. Es bestätigte sich in vielen Fällen, daß **Müllersche Mimikry** weniger genau sein muß als Batessche Mimikry und daß die Mitglieder solcher Mimikryringe die Tendenz besitzen, sich von den anderen Faltern abzusondern, indem sie sich lokal ansammeln.
Besteht ein Müllersches System nur aus zwei Arten, was für die Unterarten *cyrbia* und *notabilis* von *Heliconius erato* bzw. *cythera* und *plesseni* von *Heliconius melpomene* gilt, so zieht die schwächer giftige Art mehr Nutzen aus der gemeinsamen Warntracht. Ist die giftigere Art jedoch relativ selten, profitiert sie weit mehr von der Ähnlichkeit als die weniger giftige Art.
Ein umfangreicher Müllerscher Mimikryring, an den sich einige Batessche Nachahmer angehängt haben, wie er bei Sto. Domingo (Ecuador) angetroffen wurde, bestand überwiegend aus verschiedenen Ithomiinenarten, die allerdings keine gemeinsame Warntracht besitzen, sondern zusammen mit Arten anderer Familien einen zusammenhängenden Komplex verschiedener Typen aufbauen und zum Teil zum Polymorphismus neigen, was eher für Batessche Nachahmer charakteristisch ist. Eine mögliche Erklärung könnte in der unterschiedlichen Giftigkeit der beteiligten Arten zu suchen sein, die einem Müllerschen Mimikrysystem Batessche Züge verleihen kann. In manchen Gebieten des westlichen Ecuadors traten die Arten *Heliconius hecalesia eximius* und *Heliconius clysonymus hygiana* recht selten auf. Beide Arten besitzen verschiedene, im Westen Ecuadors einzigartige Warntrachten. *H. hecalesia eximius* war sehr scheu und wich Attacken geschickt aus. *H. clysonymus hygiana* flog bei Piñas für aposematische Arten ganz untypisch schnell.

13. Von Falterarten, die sich im schnellen Fluge sehr ähnlich sehen, kann man umso weniger erwarten, daß sie sich auch im präparierten Zustand kaum unterscheiden, je größer Fluggeschwindigkeit und *RW/s*-Wert sind. So konnten viele Gruppen von Falterarten beobachtet werden, die im Flug kaum, im Ruhezustand in der Regel problemlos zu unterscheiden sind. Es handelt sich um Arten, die – im Gegensatz zu den aposematischen Arten und deren Nachahmer – überwiegend schnell und richtungswechselreich fliegen. Viele der festgestellten erstaunlichen Ähnlichkeiten **nicht näher verwandter**, gleichzeitig am selben Ort fliegender **Tagfalterarten** entziehen sich einer Zuordnung zu einem der beiden Mimikryfälle, da die Individuenzahl der ähnlichen ungenießbaren Arten, soweit vorhanden, die der genießbaren deutlich unterschreitet.
Aus diesem Befund wird eine **Hypothese** entwickelt, die den selektiven Nutzen der **Ähnlichkeit genießbarer, schnell und richtungswechselreich fliegender Arten** im Flug erklärt. Sehen sich nicht näher verwandte genießbare Arten im Flug auffallend ähnlich, reagieren aber unterschiedlich auf Attacken durch Freßfeinde, muß deren Erfolgsquote absinken, was die Falter begünstigt, den Freßfeind aber benachteiligt.
Bringt man zusätzlich zu den Theorien der Batesschen und Müllerschen Mimikry auch diese neue Theorie ins Spiel, so lassen sich Ähnlichkeitskomplexe besser erklären, an denen ungenießbare Arten beteiligt sind, welche sich aber mitunter örtlich oder zeitlich von den "Nachahmern" absetzen oder hinter ihnen zahlenmäßig zurückbleiben (z.B. afrikanische Ähnlichkeitsgruppen um *Mylothris agathina* und *Amauris ochlea*), was die Wirksamkeit des Mimikrysystems in Frage stellen würde.
Zur Ausbildung konvergenter Farb- und Verhaltensmuster bei genießbaren Arten kommt es nicht nur innerhalb der Lepidoptera: Die Arten der Papilionidengattung *Lamproptera* sehen im Flug Libellen, die Falter der Pieridenart *Colias blameyi* einer Heuschrecke ähnlich.

14. In Ähnlichkeitsgruppen genießbarer Falter profitieren die selteneren Arten immer mehr von der Ähnlichkeit als die häufigeren, da man annehmen muß, daß sich die Vögel eher auf die Feindvermeidungsreaktionen der häufigeren Arten einstellen und so ihren Fangerfolg erhöhen. Bei manchen genießbaren Falterarten haben Vögel so gut wie keine Chance, sie im Flug zu erbeuten. Ist eine solche Art recht häufig, so kann der Schutz für die anderen, selteneren Arten der Ähnlichkeitsgruppe be-

trächtlich sein, zumal auch viele erfolglose Attacken die Angriffslust der **frustrierten Freßfeinde** gegenüber Arten einer solchen Ähnlichkeitsgruppe stark einschränken mag. Es fanden sich dafür allerdings wenige überzeugende Beispiele.

15. Auf die Bedeutung der **Weibchenformen** verschiedener *Colias*arten Südamerikas und der afrikanischen Arten *Eurema senegalensis*, *Dixeia spilleri*, *Colotis auxo*, *eucharis* und *ione* wird besonders eingegangen. Die Weibchen können im Laufe ihres Lebens auffällig blasser werden (*Eurema senegalensis*, *Colotis auxo* und *eucharis*) oder verschiedenen Formen angehören (übrige Arten). Den Männchen ähnliche Weibchen genießen Schutz durch ihre eigenen Männchen, die flugaktiver sind, während anders aussehende Weibchen sich in andere Ähnlichkeitsgruppen einreihen.
    Die Art *Dixeia spilleri* weicht im Aussehen deutlich von anderen *Dixeia*arten ab, ist aber im Flug kaum von der Art *Eurema senegalensis* zu unterscheiden, mit der sie zusammen in Ansammlungen fliegt. *Dixeia spilleri* besitzt gelbe und weißliche Weibchenformen, bei der *Eurema*art werden die zunächst gelblichen Weibchen im Laufe ihres Lebens blasser. Beide Arten bilden eine Ähnlichkeitsgruppe genießbarer Arten, wobei zwar an der Genießbarkeit der *Eurema*art kein Zweifel besteht, ihr Nährwert für die Freßfeinde allerdings gering sein dürfte (viel Chitin, wenig Körpermasse). Aus dem gleichen Grund sind vermutlich auch Falter manch anderer Arten bei Vögeln wenig begehrt.
    Bei der asiatischen Art *Appias nero* (Pieridae) treten zwei verschiedene Formen, die unterschiedlichen Ähnlichkeitsgruppen zugeordnet werden können, in beiden Geschlechtern auf.
16. Insgesamt wird das bisher "2-teilige Mimikrysystem" erweitert und nahtlos in die Populationsökologie übergeführt. Es bedarf keiner "evolutionären Sprünge", um zu Mimikry-Systemen zu kommen.

5.2. Summary

1. Pinned specimens in museum collections do not give any information about the flight behaviour of butterflies and are of limited use with respect to the colour impressions provided by flying butterflies, the less so the more erratic and faster their flight is.
   Day-flying butterflies were categorized, therefore, according to certain **similarities in their appearances while flying**; the frequency of the particular species within these categories was registered, and their flight behaviour was analyzed; identifying and distinguishing the species in the field usually preceded all other surveys.
2. My studies concentrated, above all, on tropical communities of butterflies in **Asia** (mainly in the Khao Phra Thaew Park on Phuket Island in Thailand), in **Africa** (especially on the coast of Kenya) and in **South America** (particularly in Ecuador, but also in Argentina and the south-east of Brazil).
3. Field studies were made between 1985 and 1994.
4. The selection pressure by **predators** – especially by birds – was registered in the field by direct observation and the evaluation of killed butterflies, respectively their remains, or living butterflies with beakmarks on their wings.
5. In order to state the **palatability** of butterflies some **feeding-experiments** were carried out with inexperienced young Magpie Robins (*Copsychus saularis*) in the Khao Phra Thaew Park in Thailand, otherwise data about the (relative) palatability of the concerned species found in different scientific works were relied on.
6. The aim of this study was to bring these findings into line with the concepts of **Batesian and Müllerian mimicry**, taking into account the different characteristics of both concepts stated by later researchers, and also taking into consideration the flight behaviour of butterflies.
7. To classify the **flight behaviour** of butterflies the frequency of the changes in flight direction of the more or less zigzagging movements was registered and the average of the measured values was calculated. These averages (in the following text just called RW/s values) could be compared by applying STUDENT's *t*-test.
8. In Asia, Africa and South America a highly significant **correlation** between **low RW/s values of directional changes and unpalatability** as well as between **higher RW/s values and palatability** was to be noticed, Batesian mimics, which must resemble their models also in flight, showing low RW/s values, too, as long as they were not attacked. If attacked, they mostly increased the frequency of the changes in flight direction significantly, whereas the models usually maintained their RW/s values even after attacks, although with some courting males of these species a very significant increase of frequency could be observed.

9. In Asia, Africa and South America, **attacks of predators** – mainly birds – on unpalatable as well as palatable butterflies were observed; the results show that unpalatable butterflies were attacked much less frequently.
10. As far as the unpalatability of butterflies in Thailand could be tested, the concepts found in scientific publications could be corroborated by some **feeding-experiments**: some species of the genera *Danaus* and *Euploea* (Danainae) and the Papilionidae *Atrophaneura coon* and *Pachliopta aristolochiae* were rejected, but only the latter species on first contact. It was possible to give experimental evidence for the protective effect of Batesian mimicry for mimetic females of the species *Papilio polytes* and *Papilio memnon* as well as for the particular deterrence of the model *Pachliopta aristolochiae*.
11. In many cases of **Batesian mimicry** the appearance of models and mimics at the same place and the same time could be confirmed. It could be noticed, however, that in the manageable Batesian mimicry system of *Pachliopta aristolochiae* and *Atrophaneura coon* (models) and the females of *Papilio polytes* and *Papilio memnon* (mimics) on Phuket Island *Papilio polytes* reached the maximum of its appearance some time after their models. If the models appear before the mimics, this increases the protection of the latter. But local separation of any kind must lower the protection value of the mimics. In this context the tendency of many models to accumulate locally, often in great numbers, thereby separating from their mimics (for example many species of the genus *Euploea*) has to be re-evaluated. The mimics' advergence to the models often does not lead to the corresponding mimics' mixing into the assemblies of butterflies.
    Batesian mimics do not only copy the morphological pattern and traits of their models, but also their mode of flying, which results in a similarly low RW/s value, which is characteristic of many models. In the case of *Papilio polytes* and *Papilio memnon*, only the females of which are mimetic, the RW/s values are considerably lower than those of the males.
    The perfect mimicking of **one** unpalatable species by a palatable one may also lead to problems: A remarkable asynchronism between the model *Parantica aspasia* and the mimetic female of *Pareronia valeria* could be observed.
    As a rule, the Batesian mimics resemble all members of a Müllerian mimicry ring without mimicking one species particularly well.
12. It proved to be true in many cases that **Müllerian mimicry** need not be as exact as Batesian mimicry and that the members of such mimicry rings have a tendency to separate from other butterflies by aggregating locally.
    If a Müllerian system consists of only two species, which is true of the subspecies *cyrbia* and *notabilis* of *Heliconius erato* respectively *cythera* and *plesseni* of *Heliconius melpomene*, the less toxic species profits more from their common aposematic colouration. If, however, the more toxic species is relatively rare, it profits far more from the similarity than the less toxic species.
    A more extensive Müllerian mimicry ring which some Batesian mimics have joined (as found near Sto. Domingo/Ecuador) mainly consists of different species of Ithomiinae, which, however, do not share an aposematic colouration, but which, together with species of other families, form a coherent complex of different types and tend to polymorphism, which is rather characteristic of Batesian mimics. A possible explanation might be sought in the different degrees of toxicity of the concerned species, which can lend a Müllerian mimicry system Batesian features.
    In some western regions of Ecuador *Helconius hecalesia eximius* and *Heliconius clysonymus hygiana* occurred rather scarcely. The two species had different aposematic colourations, which were unique in the west of Ecuador. *Heliconius hecalesia eximius* was very shy and avoided attacks skilfully. *Heliconius clysonymus hygiana* seen near Piñas flew really rapidly, which is quite atypical of aposematic species.
13. Species of butterflies which look very much alike in quick flight can be expected to differ all the more when pinned the higher their flight speed and RW/s values are. Therefore many groups of butterflies can be observed which are very difficult to distinguish in flight, but pose no problems when at rest. This concerns species whose flight is mostly rapid and very erratic – in contrast to the warningly coloured species and their mimics. Many of the astonishing similarities observed among **not closely related butterflies** found at the same place could not be assigned to the two categories of mimicry, as the number of individuals of the similar unpalatable species – if any existed – was distinctly lower than that of palatable ones.
    From these findings a **hypothesis** is developed which explains the selective advantage of **similarity in flight among palatable species that fly rapidly and erratically**. If not closely-related palatable species are of a striking likeness in flight but react differently to attacks by predators, their success rate

decreases, which is an advantage for the butterfly but a disavantage for the predator. The consideration of this new theory in addition to the theories of Batesian and Müllerian mimicry can lead to a better explanation of complexes of similarity which involve unpalatable species that occasionally separate from their mimics or appear in lower numbers than these (for example the African similarity groups around *Mylothris agathina* and *Amauris ochlea*), which would call the efficiency of mimicry systems into question.

Convergent patterns of colours and behaviour among palatable species are not only developed within the Lepidoptera: The species of the genus *Lamproptera* (Papilionidae) resemble dragonflies when flying, the butterflies of the species *Colias blameyi* (Pieridae) resemble locusts.

14. In similarity groups of palatable butterflies, the rarer species profit more from the similarity than the more abundant ones, as one must suppose that birds rather adapt to the evasive behaviour of the more abundant species and so increase their rate of success. Birds have hardly any chance to catch some palatable species of butterflies in flight. If such a species appears in high numbers, the protection they provide to the other rarer species of the similarity group can be considerable, particularly as many unsuccessful attacks may strongly reduce the activity of **frustrated predators** trying to catch specimens of such a similarity group. However, only few convincing examples could be found.
15. The importance of **female forms** of different species of *Colias* in South America and of the African species *Eurema senegalensis*, *Dixeia spilleri*, *Colotis auxo*, *eucharis* and *ione* are dealt with in detail. Females can become strikingly paler in the course of their lives (*Eurema senegalensis*, *Colotis auxo* and *eucharis*) or belong to different forms (the other species). Females resembling the males enjoy the protection of their own males, which are more active in flight, whereas different-looking females join other similarity groups.

    The species *Dixeia spilleri* distinctly differs in appearance from other species of the genus *Dixeia*, but can hardly be distinguished from the species *Eurema senegalensis*, whose assemblies it joins. *Dixeia spilleri* has yellow and whitish forms of females; the females of *Eurema senegalensis* are originally yellowish and become paler in the course of their lives. These two species form a similarity group of palatable species; although there is no doubt about the palatability of the species *Eurema senegalensis*, their nutritional value for the predators is supposedly low (a lot of chitin, little digestive body mass). Presumably for the same reason, butterflies of other species, too, are not very desirable for birds.

    Within both sexes of the Asian species *Appias nero* (Pieridae) there are two different forms, which can be placed among different similarity groups.
16. On the whole, the traditional mimicry system in two parts (Batesian and Müllerian mimicry) is expanded and smoothly transferred into the ecology of populations. There is no need for evolutionary switches for mimicry systems to emerge.

5.3. Resumen

1. Los insectos disecados en los museos no nos informan sobre el comportamiento de vuelo de las mariposas y dan razón sólo a escala limitada acerca de las impresiones de color que provienen de una mariposa en vuelo, y eso tanto menos cuanto más rapido y rico en cambios de dirección sea el vuelo. Por eso se coordinó las mariposas que vuelan de día en **grupos de similitud** según su apariencia en el vuelo, se registró las frecuencias de las especies particulares de los diferentes grupos de similitud y se investigó su comportamiento de vuelo teniendose que conocer y distinguir las especies en el campo antes de realizar todas las demás comprobaciones.
2. Se estudió principalmente comunidades de mariposas diurnas tropicales de **Asia** (en primer lugar en el Parque Nacional de Khao Phra Thaew de Phuket, Tailandia), de **África** (especialmente en la costa de Kenia) y de **Sudamérica** (sobre todo en Ecuador pero también en Argentina y en el sudeste del Brasil).
3. Las observaciones de campo fueron realizadas durante los años 1985 a 1994.
4. La presión selectiva sobre las mariposas por **depredadores** – especialmente por aves – se registró por medio de observaciones directas y de conclusiones a base de mariposas matadas, de sus restos o de mariposas vivas con huellas de picos de aves.
5. Para constatar la **palatabilidad** de las mariposas se experimentó en el Parque National de Khao Phra Thaew con pájaros jóvenes sin experiencia de la especie *Copsychus saularis* **ofreciéndoles a comer mariposas**. Por lo demás se consultó las manifestaciones de la palatibilidad (relativa) de las especies que se encuentran en la literatura.

6. La intención era armonizar los datos adquiridos con las teorías del **mimetismo Batesiano** y **Mülleriano** prestando especial atención a las características establecidas por investigadores posteriores e incluyendo el comportamiento de vuelo.
7. Para clasificar el **modo de volar** de las mariposas se registró la frecuencia de los cambios de dirección en el vuelo zigzag más o menos marcado y se calculó el valor medio de los promedios particulares. Los valores medios recibidos (denominados valores de *RW/s*) fueron comparados entonces aplicando el test de *t* de STUDENT.
8. En Asia, África y Sudamérica resultó una **correlación** sumamente significativa entre los **valores pequeños de** ***RW/s*** **e impalatabilidad** y también entre los **valores mayores y la palatabilidad** de las mariposas, teniendo que parecerse los imitadores Batesianos a sus modelos también en el vuelo mostrando a su vez valores pequeños de *RW/s*, al menos mientras no sean atacados. Al ser atacados, en la mayoría de los casos aumentan significativamente la frecuencia de cambios de dirección de vuelo por segundo, en tanto que los modelos, también después de haber sido atacados mantienen su valor de *RW/s*, aunque se podía observar en machos de las mismas especies un aumento significativo en el vuelo de celo.
9. Los **ataques por parte de los depredadores** – sobre todo por parte de los pájaros – fueron detectados en Asia, África y Sudamérica tanto contra mariposas impalatables como contra palatables, pudiéndose comprobar que las mariposas impalatables eran atacadas significativamente menos que las palatables.
10. Los **experimentos alimenticios** confirman los datos que se encuentran en la literatura acerca de la impalatibilidad de las mariposas diurnas tailandesas, en la medida de lo comprobado: Las especies de los géneros *Danaus* y *Euploea* (Danainae) y los papiliónidos *Atrophaneura coon* y *Pachliopta aristolochiae* fueron rechazadas, esta última especie ya al primer contacto. El efecto protector del mimetismo Batesiano para las hembras miméticas de las especies *Papilio polytes* y *Papilio memnon* pudo ser comprobado en el experimento, así como el efecto de rechazo de su modelo *Pachliopta aristolochiae*.
11. En muchos casos de **mimetismo Batesiano** se comprobó la coexistencia de modelos e imitadores en el mismo lugar y en el mismo tiempo. En el sistema de mimetismo Batesiano comprensible de las especies *Pachliopta aristolochiae* y *Atraphaneura coon* (modelos) y las hembras de *Papilio polytes* y *Papilio memnon* (imitadores) en Phuket se manifestó, sin embargo, que la especie *Papilio polytes* alcanza su máximo de frecuencia después de su modelo. Si aparecen los modelos antes que los imitadores, aumenta su protección. Sin embargo, cualquier separación local trae consigo una disminución de la protección de los imitadores. En este contexto ha de entenderse la tendencia de muchos modelos de agruparse localmente – a menudo en grandes cantidades – para separarse de sus imitadores, como por ejemplo especies del género *Euploea*. Sin embargo, la advergencia de los imitadores hacia los modelos no trae consigo una mezcla de los imitadores con esta agrupación de mariposas.

    Imitadores Batesianos no sólo copian la apariencia morfológica de sus imitadores, sino también su forma de volar, lo que se refleja en sus bajos valores *RW/s*, tal y como es característico para muchos modelos. En el caso de las especies *Papilio polytes* y *Papilio memnon*, en cuyos casos sólo la hembra posee capacidad mimética, los valores *RW/s* difieren en forma significativa hacia abajo de aquellos de los machos.

    La imitación perfecta de **una** especie impalatable por una palatable también puede acarrear problemas: Así, por ejemplo, pudo ser demostrada una notable asincronía entre el modelo *Parantica aspasia* y la hembra mimética de la especie *Pareronia valeria*. Por regla general, los imitadores Batesianos tienen similitud con todos los miembros de un grupo mimético Mülleriano, sin imitar especialmente una especie concreta.
12. Se demuestra en muchos casos que el **mimetismo Mülleriano** ha de ser menos exacto que el mimetismo Batesiano y que los miembros de tales grupos miméticos tienen la tendencia de aislarse de otras mariposas, agrupándose localmente.

    Si un sistema Mülleriano está formado sólo por dos especies, como es el caso en las subespecies *cyrbia* y *notabilis* de *Heliconius erato* o *cythera* y *plesseni* de *Heliconius melpomene*, la especie menos venenosa saca más provecho del aspecto llamativo común. Sin embargo, si la especie más venenosa es relativamente rara saca más provecho del parecido morfológico que la especie menos venenosa.

    Un grupo mimético Mülleriano amplio al que se han incorporado algunos imitadores Batesianos, como ha sido encontrado en Sto. Domingo (Ecuador), estaba compuesto mayormente por especies de Ithomiinae, las cuales no poseen una coloración aposemática común, sino forman junto con especies de otras familias un complejo relacionado de distintos tipos y que en parte tienen tendencia al polimorfismo, lo que es más bien característico de los grupos miméticos Batesianos. Una explicación

posible podría ser el distinto grado de venenosidad de las especies participantes que pueden dar a un grupo mimético Mülleriano rasgos Batesianos.

En algunas zonas del oeste de Ecuador aparecieron rara vez las especies *Heliconius hecalesia* (ssp. *eximius*) y *Heliconius clysonymus* (ssp. *hygiana*). Ambas especies poseen distintas señas llamativas, únicas en el oeste de Ecuador. *H. hecalesia eximius* era muy espantadiza y esquivaba ágilmente los ataques. *H. clysonymus hygiana* volaba en Pinas con una velocidad atípicamente alta para las especies aposemáticas.

13. De especies de mariposas que se parecen mucho en vuelo rápido, cabe cuanto menos esperar que apenas se parezcan en forma disecada cuanto mayor sea la velocidad y el valor *RW/s*. Así pudieron ser observados numerosos grupos de mariposas que en el vuelo apenas son diferenciables, lo que no es ningún problema cuando están quietas. Se trata de especies, que en contraste a las especies aposemáticas y sus imitadores, en su mayoría vuelan rápido y con numerosos cambios de dirección. Muchas de las similitudes observadas entre **mariposas diurnas sin parentesco cercano** que volaban al mismo tiempo en el mismo lugar no podían ser clasificadas en uno de los dos casos de mimetismo, porque el número de individuos de especies impalatables similares, en medida que estos existen, superaba claramente el número de palatables.

    A base de estos datos se desarrolla una **hipótesis** que explica la ventaja selectiva de las **especies similares palatables de vuelo rápido y con numerosos cambios de dirección**. Si dos especies palatables no estrechamente emparentadas no se diferencian durante el vuelo pero reaccionan de manera distinta ante los ataques de los depredadores, ha de bajar su cuota de éxito lo que favorece a la mariposa pero representa una desventaja para el depredador. Si añadimos esta teoría a las teorías del mimetismo Batesiano y Mülleriano, se pueden explicar mejor complejos de similitud en los que participan especies impalatables, las cuales pueden variar local o temporalmente de sus imitadores o presentar un número de individuos menor (p.e. grupos de similitud africanos alrededor de las especies *Mylothris agathina* y *Amauris ochlea*), lo que pondría en duda la efectividad del sistema mimético.

    El desarrollo de patrones de color y comportamiento convergentes en especies palatables no sólo tienen lugar dentro de los lepidópteros: Las especies del género *Lamproptera* (Papilionidae) se asemejan en el vuelo a las libelulas, las mariposas de la especie *Colias blameyi* (Pieridae) a una langosta.

14. En grupos de similitud de mariposas palatables las especies más raras siempre sacan más provecho de la semejanza que las especies más abundantes, ya que debemos suponer que los pájaros se rigen por las reacciones defensivas de las especies más abundantes, para aumentar así su éxito de caza. En algunas especies de mariposas palatables los pájaros apenas pueden capturarlas durante el vuelo. Si una de estas especies es muy abundante, puede ser notable la protección para las otras especies del grupo; además muchos ataques sin resultado pueden disminuir fuertemente las ganas de ataque del **depredador frustrado**. En efecto se encontraron pocos ejemplos convincentes que lo corroborasen.

15. Se presta especial atención al significado de las **formas femeninas** de distintas especies sudamericanas de *Colias* y de las especies africanas *Eurema senegalensis, Dixeia spilleri, Colotis auxo, eucharis* e *ione*. Las hembras pueden palidecer notablemente a lo largo de su vida (*Eurema senegalensis, Colotis auxo* y *eucharis*) o pertenecer a diferentes formas (otras especies). Hembras parecidas a los machos gozan de la protección de sus propios machos de vuelo más activo que ellas, mientras que las hembras con otro aspecto se incorporan a otros grupos de similitud.

    La especie *Dixeia spilleri* difiere en su aspecto claramente de las otras especies de *Dixeia* pero durante el vuelo apenas resulta diferenciable de la especie *Eurema senegalensis*, con la que vuela agrupada. *Dixeia spilleri* posee formas femeninas amarillas y blanquecinas, en *Eurema senegalensis* las hembras inicialmente amarillas palidecen a lo largo de su vida. Ambas especies forman un grupo de similitud de especies palatables, estando comprobada la palatabilidad de la especie *Eurema senegalensis*, aunque su valor nutritivo debe ser bastante bajo para el depredador (mucha quitina, poca masa corporal). Tal vez por el mismo motivo muchas otras especies de mariposas sean poco queridas por los pájaros.

    En la especie asiática *Appias nero* (Pieridae) aparecen dos formas diferentes en ambos sexos que pueden ser incorporadas en dos grupos de similitud distintos.

16. En suma se amplia el sistema actual de mimetismo compuesto de dos partes (Batesiano y Mülleriano) y se lo incorpora a la ecología de la población. No se requieren "saltos en la evolution" para llegar a sistemas de mimetismo.

6. Danksagung

Ganz besonders möchte ich Herrn Prof. Dr. E. J. Fittkau für die erste Berichterstattung meiner Arbeit und seine Hilfestellung und Herrn Prof. Dr. J. H. Reichholf für seine Sonderberichterstattung danken.

Herr Fittkau – seinerzeit noch Leiter der Zoologischen Staatssammlung München – war so liebenswürdig, die Betreuung dieser Arbeit zu übernehmen. Er ließ mir jede erdenkliche Freiheit bei der Forschung, stand mir aber jederzeit mit Rat und Tat zur Seite und hatte maßgeblichen Anteil am Gelingen der Arbeit.

Herr Reichholf war mir bei der Vertiefung in die Fachliteratur und bei der Klärung wissenschaftlicher Fragen eine unschätzbare Hilfe und gleichzeitig auch immer ein kritischer, interessierter Zuhörer. Seine umfassenden Kenntnisse auf dem Gebiet der Ornithologie und Mimikry förderten den Fortgang der Forschungsarbeit in hohem Maße.

Herr Prof. Dr. G. Haszprunar, Direktor der Zoologischen Staatssammlung in München, war so freundlich, die zweite Berichterstattung zu übernehmen. Ein herzliches Dankeschön verdienen auch die vielen Bediensteten der Zoologischen Staatssammlung in München, die mir die Arbeit in der Bibliothek und Sammlung des Instituts ermöglichten und mir hilfreich zur Seite standen.

Sehr erleichtert wurden die Freilanduntersuchungen in Thailand durch das extrem freundliche Entgegenkommen der thailandischen Behörden, von Mr. Seri Vejaboosakorn von der National Park Division des Royal Forest Department und den Leitern des Khao Phra Thaew-Parks auf Phuket, nämlich Mr. Briksavan Nophadol und Mr. Winai Kayikananta.

Bro. Amnuay Pinratana und Mr. A. M. Cotton möchte ich ganz herzlich für Informationen über die thailändischen Falter danken.

Den kenianischen Behörden und Aufsehern der kenianischen Nationalparks sei für ihr Verständnis für die wissenschaftliche Arbeit gedankt.

Dem Ministerio de Agricultura y Ganadería in Quito (Ecuador) gebührt Dank für die Ausstellung von Autorisationen, wissenschaftlich im Land arbeiten zu dürfen, und ganz besonders Herrn Miguel Moreno E., Direktor des ecuadorianischen Naturwissenschaftlichen Museums in Quito, vor allem für seine Unterstützung bei der Planung und Durchführung von Forschungsreisen in Ecuador.

Herr Prof. Dr. H. Pruscha gab mir nützliche Ratschläge zur statistischen Auswertung des gewonnenen Datenmaterials.

An dieser Stelle möchte ich auch meine Frau Herta erwähnen, die mich auf den oft beschwerlichen Reisen begleitete und mir hilfreich zur Seite stand.

7. Abkürzungen

Folgende Abkürzungen wurden in der Arbeit verwendet:

f. = Form (♂-f., ♀-f. = Männchen- bzw. Weibchenform)
M., ♂ = Männchen
R = recto (Oberseite des Falters abgebildet)
V = verso (Unterseite des Falters abgebildet)
W., ♀ = Weibchen

8. Farbbilder

Bei den abgebildeten präparierten Faltern ist jeweils "leg., coll. W. Winhard" zu ergänzen.

Abb. 8.1. Palmen und Bananenstauden säumen den Weg von der Forest Station am Tone Soi-Wasserfall nach Pha Khlok (Khao Phra Thaew-Park, Phuket, Thailand).

Abb. 8.2. Blick auf das Haus der Park-Verwaltung am Tone Soi-Wasserfall (Khao Phra Thaew-Park, Phuket, Thailand)


8.3
8.4
8.5
8.6







Abb. 8.3. Bambusdickicht in Zone C (s. Abb. 2.2, S. 15) des Khao Phra Thaew-Naturreservats (Phuket, Thailand)

Abb. 8.4. Baum der Art *Vitex pinnata* LINNAEUS in voller Blüte (Khao Phra Thaew-Park, Phuket, Thailand)

Abb. 8.5. Zugewachsene Schneise, die ein Stück in den Hochwald des Khao Phra Thaew führt (Phuket, Thailand)

Abb. 8.6. *Pandanus*-Baum am Rand des Weges nach Pha Khlok über den Khao Phra Thaew (Phuket, Thailand)

Abb. 8.7. Dornbuschsavanne in Kenia (Ngulia, Tsavopark, Westteil)

Abb. 8.8. Die Lycaenidenart *Pentila tropicalis mombasae* GROSE-SMITH & KIRBY sieht kleineren Acraeinenarten ähnlich (z.B. *Pardopsis punctatissima* BOISDUVAL, *Acraea quirina* FABRICIUS etc.), die allerdings nicht immer zur selben Zeit dort häufig genug auftreten, wo dieser Bläuling oft in großer Zahl fliegt. Gerade diese Lycaeniden bauen als Kollektiv ganze Blütenstände auf.
links oben: echter Blütenstand,
links unten: noch nicht blühender Blütenstand mit "falschen Blüten" (Faltern),
Mitte: Blütenstand mit echten Blüten und "falschen" (Shimba Hills, Kenia)

Abb. 8.9. Urwaldriese am linken Ufer des Río Jatunyacu bei Puerto Napo (Provinz Napo, Ecuador)

Cymothoe beckeri ♀
HERRICH-SCHÄFFER
(Nymphalinae) R

AFRIKA, Kamerun
Kribi, Lobé-Fluß
0 m, 28.12.1974

Othroeda planax
JORDAN
(Lymantriidae) R

AFRIKA, Kamerun
Kribi, Lobé-Fluß
0 m, 30.12.1974

Cymothoe beckeri ♂
HERRICH-SCHÄFFER
(Nymphalinae) R

AFRIKA, Kamerun
Kribi, Lobé-Fluß
0 m, 28.12.1974

Abb. 8.10. Die Weibchen der Art *Cymothoe beckeri* sehen der am Tage fliegenden Lymantriidenart *Othroeda planax* ähnlich. Während *O. planax* langsam fliegt und oft sehr lange Zeit in einer Urwaldlichtung des westafrikanischen Regenwaldes (Kamerun, Kribi) segelt, halten sich die Weibchen von *C. beckeri* mehr zwischen den Blätter und Zweigen von Büschen auf und sind meist nur kurzzeitig zu sehen.

Vanessa carye HÜBNER (Nymphalinae) R Ecuador, Cerro Muyurcu, westl. v. von Otavalo, Provinz Imbabura, 3400 m, 20.9.1993	*Ithomia derasa* HEWITSON (Ithomiinae) R Ecuador, Río Quimi, Cantón Yacuambi, Provinz Zamora, 900 m, 6.9.1993	*Dione glycera* FELDER (Heliconiinae) R Ecuador, Tablachupa, westl. Cerro Muyurcu, Otavalo, Prov. Imbabura, 3000 m, 22.8.1990
Eurema xanthochlora KOLLAR (Pieridae) R Ecuador Río Quimi, Cantón Yacuambi, Provinz Zamora-Chinchipe, 900 m, 6.9.1993	*Appias nero* ♀ FABRICIUS (Pieridae) R Thailand, Phuket, Khao Phra Thaew, östlich von Thalang, 250 m, 4.8.1987	*Gandaca harina* HORSFIELD (Pieridae) R Thailand, Phuket, Khao Phra Thaew, östlich von Thalang, 150 m, 21.7.1987

Abb. 8.11. Falter mit Pickmarken bzw. Schnabelspuren.
1. Reihe (von links nach rechts): Symmetrische Verletzung der Vorder- und Hinterflügel bei den ersten beiden Faltern, die wohl sitzend attackiert wurden. Je nach dem Grad, in dem die Hinterflügel bei Ruhe zwischen die Vorderflügel bei der Nymphaline bzw. der Ithomiine geschoben waren, wurden die Hinterflügel am Tornus oder am vorderen Außenrand verletzt. Der 3. Falter wurde tödlich verletzt, aber nicht gefressen.
2. Reihe: Alle 3 Falter zeigen symmetrische Pickspuren an den Hinterflügeln, der mittlere Falter sogar 4, die wohl auf 2 Attacken zurückzuführen sind. All diese Falter wurden wohl sitzend attackiert.

Eresia casiphia HEWITSON (Melitaeinae) R Ecuador, 15 km östlich von Sto.Domingo de los Colorados, Provinz Pichincha, 750 m, 24.9.1993	*Hamadryas amphinome* LINNAEUS (Nymphalinae) R Ecuador, 16 km östlich von Sto.Domingo de los Colorados, Provinz Pichincha, 650 m, 22.7.1990
Caligo illioneus CRAMER (Brassolinae) R Ecuador Río Quimi, Cantón Yacuambi, Provinz Zamora-Chinchipe, 900 m, 6.9.1993	*Danaus plexippus* LINNAEUS (Danainae) R Ecuador, 16 km östlich von Sto.Domingo de los Colorados, Provinz Pichincha, 650 m, 24.7.1990

Abb. 8.12. Flügelreste, von Freßfeinden der Falter übriggelassen.
Wird der Falter gefressen, so bleibt bei Faltern mit weicheren Flügeln vielfach nichts übrig, manchmal ein einziger Flügel (obere Reihe).
Sind die Flügel größer und/oder chitinreich, so werden sie vom Vogel vom Körper abgetrennt und nicht gefressen (untere Reihe).

Abb. 8.13. *Zerene cesonia* STOLL ♂ V (Coliadinae, Pieridae) mit symmetrischen Pickmarken auf den Hinterflügeln. Es fehlen nicht nur Flügelteile, sondern auch der Vogelschnabel hat im Anschluß an die herausgepickten Teile seinen Abdruck hinterlassen.



Abb. 8.14. Männchen von *Hebomoia glaucippe* LINNAEUS beim Blütenbesuch (Khao Phra Thaew-Park, Phuket, Thailand)

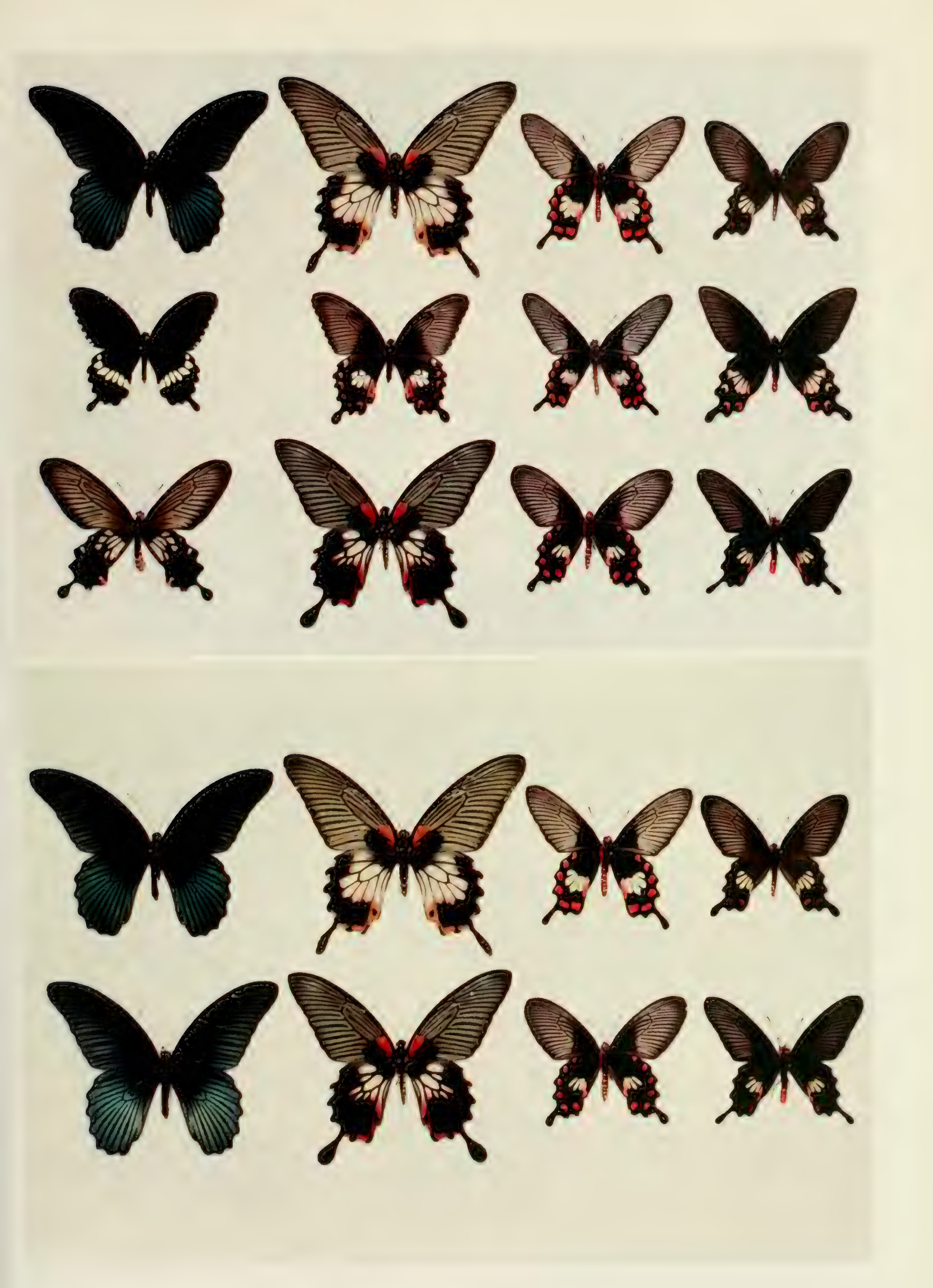
Abb. 8.15. Strauch der Gattung *Melastoma* mit Blüte und Früchten (Khao Phra Thaew-Park, Phuket, Thailand)

NORD- und SÜDTHAILAND	N O R D - T H A I L A N D		
Papilio memnon ♂ LINNAEUS (Papilionidae) R Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 100 m, 11.8.1987	*Papilio memnon* ♀ LINNAEUS (Papilionidae) R Mae Taeng, Provinz Chiang Mai, 400 m, 4.8.1986	*Pachliopta aristolochiae goniopeltis* ♀ ROTHSCHILD (Papilionidae) V Mae Taeng, Provinz Chiang Mai, 400 m, 4.8.1986	*Pachliopta aristolochiae goniopeltis* ♂ ROTHSCHILD (Papilionidae) R Mae Taeng, Provinz Chiang Mai, 400 m, 4.8.1986
Papilio polytes ♂ LINNAEUS (Papilionidae) R Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 100 m, 15.7.1987	*Papilio polytes* ♀ LINNAEUS (Papilionidae) R Insel Phuket, Karon Beach, 0 m, 11.8.1986	*Pachliopta aristolochiae asteris* ♂ ROTHSCHILD (Papilionidae) V Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 100 m, 9.8.1987	*Atrophaneura adamsoni* GROSE-SMITH (Papilionidae) R 70 km nordöstl. von Chiang Mai, Provinz Chiang Rai, 750 m, 29.7.1986
Atrophaneura coon FABRICIUS (Papilionidae) R Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 250 m, 5.8.1987	*Papilio memnon* ♀ LINNAEUS (Papilionidae) R Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 100 m, 16.8.1986	*Pachliopta aristolochiae asteris* ♀ ROTHSCHILD (Papilionidae) V Insel Phuket, Karon Beach, 0 m, 10.8.1986	*Pachliopta aristolochiae asteris* ♂ ROTHSCHILD (Papilionidae) R Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 100 m, 9.8.1987
S Ü D - T H A I L A N D			

Abb. 8.16. *Pachliopta aristolochiae* und ähnliche Arten in Thailand

N O R D - T H A I L A N D			
Papilio memnon ♂ LINNAEUS (Papilionidae) R Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 100 m, 11.8.1987	*Papilio memnon* ♀ LINNAEUS (Papilionidae) R Mae Taeng, Provinz Chiang Mai, 400 m, 4.8.1986	*Pachliopta aristolochiae goniopeltis* ♀ ROTHSCHILD (Papilionidae) V Mae Taeng, Provinz Chiang Mai, 400 m, 4.8.1986	*Pachliopta aristolochiae goniopeltis* ♂ ROTHSCHILD (Papilionidae) R Mae Taeng, Provinz Chiang Mai, 400 m, 4.8.1986
Papilio memnon ♂ LINNAEUS (Papilionidae) R Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 200 m, 20.7.1987	*Papilio memnon* ♀ LINNAEUS (Papilionidae) R Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 100 m, 16.8.1986	*Pachliopta aristolochiae asteris* ♀ ROTHSCHILD (Papilionidae) V Insel Phuket, Karon Beach, 0 m, 10.8.1986	*Pachliopta aristolochiae asteris* ♂ ROTHSCHILD (Papilionidae) R Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 100 m, 9.8.1987
S Ü D - T H A I L A N D			

Abb. 8.17. Die Unterarten von *Pachliopta aristolochiae* in Nord- und Südthailand und die Art *Papilio memnon*, die in den beiden Regionen die jeweils passenden Weibchenformen ausbildet



Pareronia valeria CRAMER *lutescens* BUTLER ♂ (Pieridae) R Thailand, Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 200 m, 19.8.1986	*Pareronia valeria* CRAMER *lutescens* BUTLER ♀ (Pieridae) R Thailand, Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 200 m, 4.8.1987
Parantica aspasia ♂ FABRICIUS (Danainae) R Thailand, Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 200 m, 19.8.1986	*Parantica aspasia* ♀ FABRICIUS (Danainae) R Thailand, Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 200 m, 19.8.1986

Abb. 8.18. *Pareronia valeria* (Pieridae) und *Parantica aspasia* (Danainae): Die Weibchen des Pieriden ahmen die Danainenart nach.

Parantica melaneus ♀ CRAMER (Danainae) R Thailand, 60km nördlich von Chiang Mai, Provinz Chiang Mai, 450 m, 3.8.1986	*Parantica aglea* ♂ STOLL (Danainae) R Thailand, Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 200 m, 20.7.1987	*Parantica aspasia* ♂ FABRICIUS (Danainae) R Thailand, Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 200 m, 19.8.1986
Pareronia anais LESSON ♂ (Pieridae) R Thailand, Insel Phuket, Karon Beach, 0 m, 8.8.1986	*Pareronia anais* LESSON ♀ Normalform (Pieridae) R Thailand, 60 km nördlich von Chiang Mai, Provinz Chiang Mai, 450 m, 31.7.1986	*Pareronia anais* LESSON ♀ Normalform (Pieridae) R Thailand, 70 km nordöstlich von Chiang Mai, Provinz Chiang Rai, 750 m, 29.7.1986
Tirumala limniace ♂ CRAMER (Danainae) R Thailand, San Pa Tong, Provinz Chiang Mai, 350 m, 1.8.1986	*Ideopsis vulgaris* BUTLER (Danainae) R Thailand, Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 100 m, 22.3.1988	*Parantica agleoides* ♂ FELDER (Danainae) R Thailand, Insel Phuket, Karon Beach, 0 m, 9.8.1986

Abb. 8.19. *Pareronia anais* und verschiedene Danainen, die als mögliche Vorbilder der Weibchen von *Pareronia anais* in Frage kommen. In der 1. Reihe ist zum Vergleich die Art *Parantica aspasia* abgebildet, die von allen anderen *Parantica*arten durch die gelben Hinterflügelinnenbereiche abweicht.



SÜD-THAILAND			
Pareronia *valeria* CRAMER ♂ *lutescens* BUTLER (Pieridae) R Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 200 m, 19.8.1986	*Pareronia* *valeria* CRAMER ♀ *lutescens* BUTLER (Pieridae) R Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 200 m, 4.8.1987	*Parantica* *aspasia* ♀ FABRICIUS (Danainae) R Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 200 m, 19.8.1986	*Parantica* *aglea* ♂ STOLL (Danainae) R Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 200 m, 20.7.1987
Pareronia *anais* LESSON ♂ (Pieridae) R Insel Phuket, Karon Beach, 0 m, 13.8.1986	*Pareronia* *anais* LESSON ♀ f. *lutea* (Pieridae) R Insel Phuket, Karon Beach, 0 m, 11.8.1986	*Parantica* *agleoides* ♂ FELDER (Danainae) R Insel Phuket, Karon Beach, 0 m, 9.8.1986	*Parantica* *aspasia* ♂ FABRICIUS (Danainae) R Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 200 m, 19.8.1986
Pareronia *anais* LESSON ♂ (Pieridae) R 60 km nördl. v. Chiang Mai, Provinz Chiang Mai, 450 m, 31.7.1986	*Pareronia* *anais* LESSON ♀ Normalform (Pieridae) R 60 km nördl. v. Chiang Mai, Provinz Chiang Mai, 450 m, 31.7.1986	*Parantica* *melaneus* ♀ CRAMER (Danainae) R 60 km nördl. v. Chiang Mai, Provinz Chiang Mai, 450 m, 3.8.1986	*Ideopsis* *vulgaris* BUTLER (Danainae) R Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 100 m, 22.3.1988
NORD-THAILAND			

Abb. 8.20. Die Arten *Pareronia valeria* und *Pareronia anais* mit ihren Weibchenformen und mögliche Vorbilder aus der Familie der Danainae in Nord- und Südthailand

PAPILIONIDAE	PIERIDAE	NYMPHALIDAE
Papilio paris ♂ LINNAEUS (Papilionidae) R Doi Chiang Dao, Provinz Chiang Mai, 650 m, Jan.- März 1988	*Delias hyparete* ♂ LINNAEUS (Pieridae) R 60 km nördl. v. Chiang Mai, Provinz Chiang Mai, 450 m, 31.7.1986	*Polyura eudamippus* ♂ DOUBLEDAY (Nymphalidae) R Doi Chiang Dao, Provinz Chiang Mai, 650 m, 31.3.1986
Graphium agamemnon LINNAEUS (Papilionidae) R Doi Suthep, Chiang Mai, 1300 m, 1.4.1988	*Dercas verhuelli* HOEVEN (Pieridae) R Doi Suthep, Chiang Mai, 1300 m, 30.3.1988	*Herona marathus* ♂ DOUBLEDAY (Nymphalidae) R Doi Chiang Dao, Provinz Chiang Mai, 650 m, Jan.- März 1988
Paranticopsis xenocles DOUBLEDAY *kephisos* FRUHSTORFER ♂ (Papilionidae) R Doi Chiang Dao, Prov.Chiang Mai, 650 m, 31.3.1986	*Pareronia anais* LESSON ♀ Normalform (Pieridae) R 60 km nördl. v. Chiang Mai, Provinz Chiang Mai, 450 m, 31.7.1986	*Calinaga sudassana* ♂ MELVILLE (Nymphalidae) R Doi Chiang Dao, Provinz Chiang Mai, 650 m, Jan.- März 1988

Abb. 8.21. Beispiele für Konvergenz (unterste Reihe) hin zu Danainenvorbildern (z.B. *Parantica* spec.) aus drei verschiedenen Familien (Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae) in Thailand. In der 1. und 2. Reihe sind jeweils näher verwandte, nichtmimetische Vertreter derselben Familien dargestellt.

Euploea mulciber ♂
CRAMER
(Danainae) R
Thailand, Phuket,
Khao Phra Thaew,
200 m, 18.8.1986

Euploea leucostictos ♂
GMELIN
(Danainae) R
Thailand, Phuket,
Khao Phra Thaew,
250 m, 22.3.1988

Euploea mulciber ♀
CRAMER
(Danainae) R
Thailand, Phuket,
Khao Phra Thaew,
200 m, 29.7.1987

Euploea leucostictos ♀
GMELIN
(Danainae) R
Thailand, Phuket,
Khao Phra Thaew,
200 m, 4.8.1987

Euploea sylvester ♂
FABRICIUS
(Danainae) R
Thailand, Phuket,
Khao Phra Thaew,
200 m, 25.7.1987

Euploea radamanthus ♂
FABRICIUS
(Danainae) R
Thailand, Khlong Nah Kah,
südlich von Ranong,
50 m, 19.8.1987

Thaumantis klugius ♂
ZINKEN
(Amathusiinae) R
Thailand, Phuket,
Khao Phra Thaew,
100 m, 19.7.1987

Euploea radamanthus ♀
FABRICIUS
(Danainae) R
Thailand, Phuket,
Khao Phra Thaew,
150 m, 28.7.1987

Euploea tulliolus ♂
FABRICIUS
(Danainae) R
Thailand, Phuket,
Khao Phra Thaew,
200 m, 19.7.1987

Euploea phaenareta ♂
SCHALLER
(Danainae) R
Thailand, Phuket,
Karon Beach,
0 m, 25.8.1987

Euploea tulliolus ♀
FABRICIUS
(Danainae) R
Thailand, Phuket,
Khao Phra Thaew,
200 m, 28.7.1987

Euploea phaenareta ♀
SCHALLER
(Danainae) R
Thailand, Phuket,
Karon Beach,
0 m, 12.8.1986

Euploea klugii ♂
MOORE
(Danainae) R
Thailand, Phuket,
Khao Phra Thaew,
200 m, 28.7.1987

Euploea modesta ♂
BUTLER
(Danainae) R
Thailand, Phuket,
Khao Phra Thaew,
200 m, 20.7.1987

Euploea klugii ♀
MOORE
(Danainae) R
Thailand, Phuket,
Karon Beach,
0 m, 12.8.1986

Euploea modesta ♀
BUTLER
(Danainae) R
Thailand, Phuket,
Khao Phra Thaew,
200 m, 28.7.1987

Abb. 8.22. Im Khao Phra Thaew-Park (Phuket, Thailand) auftretende *Euploea*arten. Das Verhalten von *Thaumantis klugius* unterscheidet sich so stark von den *Euploeen* (Die Amathusiine hält sich dicht am Erdboden auf und fliegt vorwiegend in der Abenddämmerung.), daß diese Art sicherlich nur einen Teilschutz durch die bis zu einem gewissen Grade ähnlichen *Euploeen* erfährt.



Euploea mulciber ♂ CRAMER (Danainae) R Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 200 m, 18.8.1986	*Euploea mulciber* ♀ CRAMER (Danainae) R Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 200 m, 29.7.1987	*Ideopsis vulgaris* BUTLER (Danainae) R Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 200 m, 25.7.1987	*Euploea mulciber* ♀ CRAMER (Danainae) R Thailand, Phuket, Khao Phra Thaew, 200 m, 12.8.1987
Elymnias malelas ♂ HEWITSON (Satyrinae) R Mae Taeng, Provinz Chiang Mai, 400 m, 4.8.1986	*Elymnias malelas* ♀ HEWITSON (Satyrinae) R 70 km nordöstl. v. Chiang Mai, Provinz Chiang Rai, 750 m, 29.7.1986	*Elymnias nesaea* ♂ LINNAEUS (Satyrinae) R Insel Phuket, Karon Beach, 0 m, 12.8.1986	*Elymnias nesaea* ♀ LINNAEUS (Satyrinae) R Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 150 m, 15.8.1986
Euploea core ♀ CRAMER (Danainae) R Chiang Mai, Norden, 400 m, 30.7.1986	*Euploea tulliolus* ♂ FABRICIUS (Danainae) R Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 200 m, 19.7.1987	*Euploea modesta* ♂ BUTLER (Danainae) R Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 200 m, 20.7.1987	*Euploea mulciber* ♀ CRAMER (Danainae) R Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 200 m, 12.8.1987
Euripus nyctelius ♂ DOUBLEDAY (Nymphalidae) R Doi Chiang Dao Provinz Chiang Mai, 650 m, Jan.-März 1988	*Elymnias hypermnestra* ♂ LINNAEUS (Satyrinae) R Chiang Mai, Norden, 400 m, 2.8.1986	*Elymnias penanga* ♂ WESTWOOD (Satyrinae) R Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 150 m, 23.3.1988	*Cyclosia midamia* HERRICH-SCHAFFER (Zygaenidae) R 60 km nordl. v. Chiang Mai, Provinz Chiang Mai, 450 m, 31.7.1986

Abb. 8.23. In Thailand auftretende Danainen (jeweils 1. und 3. Reihe) und Nachahmer (jeweils 2. und 4. Reihe)



Hypothyris lycaste antonia HEWITSON (Ithomiinae) R 16 km östlich v. Sto. Domingo de los Colorados, 650 m, 11.7.1990	*Dismorphia amphione* ♀ CRAMER (Pieridae) R La Unión del Toachi, östl. v. Alluriquín, 800 m, 21.7.1990	*Dismorphia amphione* ♂ CRAMER (Pieridae) R 15 km östlich v. Sto. Domingo de los Colorados, 750 m, 23.8.1993	*Tithorea harmonia manabiana* FOX (Ithomiinae) R 16 km östl. v. Sto. Domingo de los Colorados, 700 m, 14.7.1990
Callithomia alexirrhoe beronilla HEWITSON (Ithomiinae) R 14 km östlich v. Sto. Domingo de los Colorados, 700 m, 16.7.1990	*Eresia quintilla* ♀ HEWITSON (Nymphalidae) R 17 km östlich v. Sto. Domingo de los Colorados, 800 m, 15.7.1990	*Dismorphia amphione* ♀ CRAMER (Pieridae) R 15 km östlich v. Sto. Domingo de los Colorados, 750 m, 22.7.1990	*Consul fabius* CRAMER (Nymphalidae) R 17 km östl. v. Sto. Domingo de los Colorados, 750 m, 15.7.1990
Mechanitis lysimnia macrinus HEWITSON ♀ (Ithomiinae) R 17 km östlich v. Sto. Domingo de los Colorados, 700 m, 25.9.1993	*Eresia quintilla* ♂ HEWITSON (Nymphalidae) R 16 km östlich v. Sto. Domingo de los Colorados, 750 m, 11.7.1990	*Mechanitis polymnia chimborazona* BATES (Ithomiinae) R 16 km östlich v. Sto. Domingo de los Colorados, 700 m, 14.7.1990	
Melinaea ludovica vespertina FOX (Ithomiinae) R 16 km östlich v. Sto. Domingo de los Colorados, 700 m, 14.7.1990	*Dismorphia amphione* ♀ CRAMER (Pieridae) R 16 km östlich v. Sto. Domingo de los Colorados, 700 m, 14.7.1990	*Eueides isabella ecuadorensis* STRAND (Heliconiinae) R 16 km östlich v. Sto. Domingo de los Colorados, 650 m, 13.7.1990	*Lycorea cleobaea* GODART (Danainae) R 17 km östl. v. Sto. Domingo de los Colorados, 750 m, 15.7.1990

Abb. 8.24. *Hypothyris lycaste antonia* und ähnliche Arten in der Westkordillere Ecuadors

Tithorea harmonia pseudethra BUTLER (Ithomiinae) R Argentinien, Wasserfälle d. Iguazú, Prov.Misiones, 200 m, 18.12.1993	*Hypothyris euclea* GODART (Ithomiinae) R Argentinien, Wasserfälle d. Iguazú, Prov.Misiones, 200 m, 20.12.1993	*Hypothyris euclea* GODART (Ithomiinae) R Argentinien, Puerto Iguazú, Prov. Misiones, 250 m, 28.12.1993	*Dismorphia astyocha* ♂ HÜBNER (Pieridae) R Argentinien, Wasserfälle d. Iguazú, Prov.Misiones, 200 m, 18.12.1993
Tithorea harmonia pseudethra BUTLER (Ithomiinae) R Argentinien, Wasserfälle d. Iguazú, Prov.Misiones, 200 m, 18.12.1993	*Consul fabius* CRAMER (Nymphalidae) R Brasilien, Wasserfälle d. Iguaçu, Prov. Paraná, 250 m, 25.12.1993	*Hypothyris euclea* GODART (Ithomiinae) R Argentinien, Puerto Iguazú, Prov. Misiones, 200 m, 20.12.1993	*Dismorphia astynome* ♂ DALMAN (Pieridae) R Argentinien, Wasserfälle d. Iguazú, Prov.Misiones, 200 m, 18.12.1993
		Mechanitis lysimnia lysimnia FABRICIUS (Ithomiinae) R Argentinien, Wasserfälle d. Iguazú, Prov.Misiones, 200 m, 20.12.1993	*Dismorphia astynome* ♀ DALMAN (Pieridae) R Argentinien, Wasserfälle d. Iguazú, Prov.Misiones, 200 m, 20.12.1993
Placidula euryanassa FELDER (Ithomiinae) R Argentinien, Wasserfälle d. Iguazú, Prov.Misiones, 200 m, 18.12.1993	*Heliconius ethilla polychrous* FELDER & FELDER (Heliconiinae) R Argentinien, Wasserfälle d. Iguazú, Prov.Misiones, 200 m, 20.12.1993	*Mechanitis lysimnia lysimnia* FABRICIUS (Ithomiinae) R Argentinien, Wasserfälle d. Iguazú, Prov.Misiones, 200 m, 29.12.1993	*Eueides isabella dianassa* HÜBNER (Heliconiinae) R Brasilien, Wasserfälle d. Iguaçu, Prov. Paraná, 250 m, 25.12.1993

Abb. 8.25. Ein dem Mimikryring mit *Hypothyris lycaste antonia* (vgl. Abb. 8.24) aus Sto. Domingo (Ecuador) vergleichbarer Ring der Wälder um die Wasserfälle des Iguazú (Argentinien)

Dismorphia amphione ♂ CRAMER (Dismorphiinae, Pieridae) R Ecuador, 17 km östl. v. Sto. Domingo de los Colorados, Provinz Pichincha, 700 m, 22.8.1993	*Eresia quintilla* ♂ HEWITSON (Melitaeinae, Nymphalidae) R Ecuador, 16 km östl. v. Sto. Domingo de los Colorados, Provinz Pichincha, 750 m, 11.7.1990	*Eresia lansdorfi* GODART (Melitaeinae, Nymphalidae) R südl. Brasilien, Wasserfälle des Iguaçu, Provinz Paraná, 200 m, 23.12.1993
Dismorphia lelex HEWITSON (Dismorphiinae, Pieridae) R südliches Ecuador, Buenaventura, 11 km westlich von Piñas, Provinz El Oro, 900 m, 5.9.1993	*Eresia sestia* ♀ HEWITSON (Melitaeinae, Nymphalidae) R Ecuador, 17 km östl. v. Sto. Domingo de los Colorados, Provinz Pichincha, 750 m, 15.7.1990	*Heliconius erato phyllis* FABRICIUS (Heliconiinae, Nymphalidae) R südl. Brasilien, Wasserfälle des Iguaçu, Provinz Paraná, 200 m, 23.12.1993

Abb. 8.26. Divergenzen innerhalb der Gattungen *Dismorphia* (Pieridae) und *Eresia* (Nymphalidae). In der linken und mittleren Spalte Falter aus Ecuador, in der rechten Spalte *Eresia lansdorfi* und darunter sein Vorbild (*Heliconius erato phyllis*) von den Iguazú-Fällen (Brasilien / Argentinien)

Heliconius erato cyrbia GODART (Heliconiinae) R 16 km östl. v. Sto. Domingo de los Colorados, Provinz Pichincha, 700 m, 14.7.1990	*Heliconius melpomene cythera* HEWITSON (Heliconiinae) R 16 km östl. v. Sto. Domingo de los Colorados, Provinz Pichincha, 650 m, 13.7.1990
Heliconius erato notabilis SALVIN & GODMAN (Heliconiinae) R Río Topo, ca. 50 km östlich von Baños, Provinz Tungurahua, 1250 m, 31.7.1990	*Heliconius melpomene plesseni* RIFFARTH (Heliconiinae) R Río Topo, ca. 50 km östlich von Baños, Provinz Tungurahua, 1250 m, 31.7.1990
Heliconius erato lativitta BUTLER (Heliconiinae) R Río Jatunyacu bei Pto. Napo, Provinz Napo, 500 m, 14.8.1990	*Heliconius melpomene malleti* LAMAS (Heliconiinae) R Río Jatunyacu bei Pto. Napo, Provinz Napo, 500 m, 7.8.1990
Heliconius erato etylus SALVIN (Heliconiinae) R Río Quimi, Cantón Yacuambi, Provinz Zamora-Chinchipe, 900 m, 7.9.1993	*Heliconius melpomene ecuadorensis* NEUSTETTER (Heliconiinae) R Río Quimi, Cantón Yacuambi, Provinz Zamora-Chinchipe, 900 m, 29.7.1992

Abb. 8.27. *Heliconius erato* LINNAEUS (links) und *Heliconius melpomene* LINNAEUS (rechts) von verschiedenen Fundorten in Ecuador.



Heliconius telesiphe f. *telesiphe* DOUBLEDAY (Heliconiinae) R südl. Ecuador, Valladolid, ca. 150 km südlich von Loja, Provinz Zamora-Chinchipe, 1600 m, 26.7.1992	*Podotricha telesiphe* f. *telesiphe* HEWITSON (Heliconiinae) R südl. Ecuador, Valladolid, ca. 150 km südlich von Loja, Provinz Zamora-Chinchipe, 1600 m, 26.7.1992
Heliconius telesiphe f. *sotericus* SALVIN (Heliconiinae) R Ecuador, Baeza, Provinz Napo, 1900 m, 27.8.1993	*Podotricha telesiphe* f. *tithraustes* STICHEL (Heliconiinae) R Ecuador, Baeza, Provinz Napo, 1900 m, 27.8.1993
Heliconius clysonymus clysonymus LATREILLE (Heliconiinae) R Ecuador, Río Topo, ca. 50 km östlich von Baños, Provinz Tungurahua, 1250 m, 9.7.1992	*Podotricha euchroia mellosa* STICHEL (Heliconiinae) R Ecuador, 18 km westl. v. Cerro Muyurcu bei Otavalo, Provinz Imbabura, 2500 m, 20.8.1990
Heliconius clysonymus hygiana HEWITSON (Heliconiinae) R Ecuador, Mindo, Westkordillere, Provinz Pichincha, 1550 m, 16.7.1992	*Heliconius hecalesia eximius* STICHEL (Heliconiinae) R Ecuador, 14 km östlich von Sto. Domingo de los Colorados, Provinz Pichincha, 700 m, 16.7.1990

Abb. 8.28. Müllersche Mimikry: Die Heliconier *Heliconius telesiphe* und *Podotricha telesiphe* treten vielerorts sympatrisch mit entsprechenden Formen im Süden (1. Reihe) und Norden (2. Reihe) Ecuadors auf (VANE-WRIGHT et al. 1975). Die Unterart *clysonymus* von *Heliconius clysonymus* reiht sich am Río Topo in diesen Ring ein, allerdings mit reziproker Anordnung der gelben und roten Streifen auf Vorder- und Hinterflügeln. Im westlichen Ecuador besitzt die letztgenannte Art eine Unterart (*hygiana*) mit eigener Warntracht wie auch die Art *Heliconius hecalesia eximius*.

Heliconius erato phyllis FABRICIUS (Heliconiinae) R südl. Brasilien, Wasserfälle des Iguaçu, Provinz Paraná, 250 m, 26.12.1993	*Adelpha isis* DRURY ♂ (Nymphalinae) R südl. Brasilien, Wasserfälle des Iguaçu, Provinz Paraná, 250 m, 26.12.1993	*Adelpha iphiclus* LINNAEUS (Nymphalinae) R Peru, Río Tambopata, Provinz Madre de Dios, 300 m, 20.7.1989
Actinote diceus LATREILLE ♂ (Acraeinae) R Ecuador, Valladolid, ca. 150 km südl. v. Loja, Provinz Zamora-Chinchipe, 1600 m, 25.7.1992	*Adelpha lara* HEWITSON (Nymphalinae) R Ecuador, Valladolid, ca. 150 km südl. v. Loja, Provinz Zamora-Chinchipe, 1600 m, 26.7.1992	*Doxocopa linda* FELDER (Apaturinae) R Peru, Río Tambopata, Provinz Madre de Dios, 300 m, 20.7.1989
Anartia amathea LINNAEUS (Nymphalinae) R Ecuador, 16 km östlich von Sto. Domingo de los Colorados, Provinz Pichincha, 700 m, 14.7.1990	*Vanessa myrinna* DOUBLEDAY (Nymphalinae) R Ecuador, Valladolid, ca. 150 km südl. v. Loja, Provinz Zamora-Chinchipe, 1600 m, 10.9.1993	*Doxocopa lavinia* BUTLER (Apaturinae) R Ecuador, 15 km östlich von Sto. Domingo de los Colorados, Provinz Pichincha, 700 m, 17.7.1990

Abb. 8.29. Unvollkommene Batessche Mimikry und konvergente Farbmusterentwicklung bei genießbaren Arten der Familie der Nymphalidae

Papilio dardanus BROWN *tibullus* KIRBY ♂ (Papilionidae) R Mombasa, Süden, Diani-Beach, 0 m, 25.8.1975	*Amauris niavius* LINNAEUS *dominicanus* TRIMEN ♂ (Danainae) R Mombasa, Süden, Diani-Beach, 0 m, 29.8.1975	*Euxanthe* *wakefieldi* WARD ♂ (Charaxinae) R Shimba Hills Naturpark, südl. von Kwale, 200 m, 14.8.1984
Papilio dardanus BROWN *tibullus* KIRBY ♀ f. *hippocoonides* (Papilionidae) R Shimba Hills Naturpark, südl. von Kwale, 100 m, 3.9.1975	*Hypolimnas dubius* PALISOT DE BEAUVOIS *wahlbergi* WALLENGREN (Nymphalinae) R Arabuko-Sokoke-Wald, 22 km südl. v. Malindi, 0 m, 24.5.1978	*Euxanthe* *wakefieldi* WARD ♀ (Charaxinae) R Mombasa, Süden, Diani-Beach, 0 m, 4.9.1975
Amauris niavius LINNAEUS *dominicanus* TRIMEN ♀ (Danainae) R Mombasa, Süden, Diani-Beach, 0 m, 4.9.1975	*Hypolimnas* *usambara* WARD (Nymphalinae) R Mombasa, Süden, Diani-Beach, 0 m, 29.8.1975	*Amauris ochlea* *ochlea* BOISDUVAL (Danainae) R Mombasa, Süden, Diani-Beach, 0 m, 27.8.1975

Abb. 8.30. *Amauris niavius dominicanus* und ähnliche Arten an der kenianische Küste

Abb. 8.31. *Amauris ochlea* BOISDUVAL beim Blütenbesuch. Zu manchen Zeiten finden sich große Mengen von Faltern dieser Art an bestimmten Stellen ein, fernab von Ansammlungen anderer Tagfalter. (Shimba Hills Nationalpark bei Kwale, Kenia)

Hypolimnas deceptor TRIMEN ♂ (Nymphalinae) R Arabuko-Sokoke-Wald, 22 km südl. v. Malindi, 0 m, 3.8.1984	*Amauris ochlea ochlea* BOISDUVAL ♂ (Danainae) R Mombasa, Süden, Diani-Beach, 0 m, 18.8.1975	*Pseudacraea eurytus* LINNAEUS ♀ (Nymphalinae) R Shimba Hills-Park, südlich v. Kwale, 350 m, 11.8.1988	*Amauris niavius* LINNAEUS *dominicanus* TRIMEN ♂ (Danainae) R Mombasa, Süden, Diani-Beach, 0 m, 29.8.1975
Hypolimnas deceptor TRIMEN ♀ (Nymphalinae) R Arabuko-Sokoke-Wald, 22 km südl. v. Malindi, 0 m, 3.8.1984	*Pseudacraea lucretia* CRAMER ♂ (Nymphalinae) R Arabuko-Sokoke-Wald, 22 km südl. v. Malindi, 0 m, 17.5.1978	*Neptis laeta* OVERLAET (Nymphalinae) R Mombasa, Süden, Diani-Beach, 0 m, 24.8.1975	
Acraea satis WARD ♀ (Acraeinae) R Mombasa, Süden, Diani-Beach, 0 m, 10.8.1988	*Colotis ione* GODART ♀-f. *natalensis* (Pieridae) R Malindi, Südkuste, 0 m, 3.8.1977	*Appias epaphia* CRAMER *contracta* BUTLER ♀ (Pieridae) R Arabuko-Sokoke-Wald, 40 km südl. v. Malindi, 50 m, 7.8.1983	*Hypolimnas dubius* PALISOT DE BEAUVOIS *wahlbergi* WALLENGREN (Nymphalinae) R Arabuko-Sokoke-Wald, 22 km südl. v. Malindi, 0 m, 24.5.1978

Abb. 8.32. 1.-3. Spalte: *Amauris ochlea* und ähnliche Arten an der kenianischen Küste, 4. Spalte: *Amauris niavius* (Vorbild) und *Hypolimnas dubius* (Nachahmer)



Abb. 8.33. Konvergente Farbmusterentwicklung von Arten aus dem ecuadorianischen Hochland. Der Satyrine *Panyapedaliodes drymaea* ist lediglich als Beispiel eines typischen Satyrinen abgebildet.

Heliopetes chimbo EVANS (Hesperiidae) R Mindo, Westkordillere, Prov. Pichincha, 1400 m, 15.8.92	*Arawacus togarna* HEWITSON (Theclinae, Lycaenidae) V 15 km östl. v. Sto. Domingo de los Colorados, Prov. Pichincha, 700 m, 23.9.1993	*Morphomima albipennaria* HERRICH-SCHÄFFER (Epiplemidae) R 15 km östl. v. Sto. Domingo de los Colorados, Prov. Pichincha, 700 m, 23.9.1993	*Leucochimona lagora* HERRICH-SCHÄFFER (Riodininae) R 17 km östl. v. Sto. Domingo de los Colorados, Prov. Pichincha, 950 m, 20.7.1990
Eurema albula CRAMER (Pieridae) R 16 km östl. v. Sto. Domingo de los Colorados, Prov. Pichincha, 650 m,12.7.1990	*Arawacus togarna* HEWITSON (Theclinae, Lycaenidae) R 15 km östl. v. Sto. Domingo de los Colorados, Prov. Pichincha, 750 m, 17.7.1990	*Tegosa flavida* HEWITSON (Nymphalidae) R 16 km östl. v. Sto. Domingo de los Colorados, Prov. Pichincha, 650 m, 13.7.1990	*Leucochimona lagora* HERRICH-SCHÄFFER (Riodininae) R 17 km östl. v. Sto. Domingo de los Colorados, Prov. Pichincha, 900 m, 20.7.1990
Eurema proterpia FABRICIUS (Pieridae) R 16 km östl. v. Sto. Domingo de los Colorados, Prov. Pichincha, 650 m,12.7.1990	*Pseudolycaena damo* DRUCE (Theclinae, Lycaenidae) R Pto. Francisco de Orellana (Coca), Provinz Napo, 350 m, 29.8.1993	*Tegosa guatemalena* BATES (Nymphalidae) R 16 km östl. v. Sto. Domingo de los Colorados, Prov. Pichincha, 750 m, 11.7.1990	*Ancyluris formosissima* HEWITSON (Riodininae) V Valladolid, südl. von Loja, Prov. Zamora-Chinchipe, 1600 m, 26.7.1992

Abb. 8.34. Konvergente Farbmusterausbildung bei kleineren weißlichen, genießbaren Falterarten der westlichen Präkordillere Ecuadors (1. und 2. Reihe). In der letzten Reihe sind jeweils zum Vergleich den darüberbefindlichen Arten stammesgeschichtlich näherstehende (ebenfalls aus Ecuador) abgebildet.

Eurema xanthochlora KOLLAR (Coliadinae, Pieridae) R Valladolid, ca. 150 km südl. von Loja, Provinz Zamora-Chinchipe, 1600 m, 25.7.1992	*Eurema reticulata* BUTLER (Coliadinae, Pieridae) R Mindo, Westkordillere, Provinz Pichincha, 1550 m, 16.7.1992	*Eurema albula* CRAMER (Coliadinae, Pieridae) R 17 km östlich von Sto. Domingo de los Colorados, Prov. Pichincha, 700 m, 20.7.1990
Enantia melite LINNAEUS ♂ (Dismorphiinae, Pieridae) R 17 km östlich von Sto. Domingo de los Colorados, Prov. Pichincha, 700 m, 23.8.1993	*Enantia melite* LINNAEUS ♀ (Dismorphiinae, Pieridae) R Buenaventura, 11 km westlich von Piñas, Provinz El Oro, 850 m, 22.7.1992	*Enantia melite* LINNAEUS ♀ (Dismorphiinae, Pieridae) R Mindo, Westkordillere, Provinz Pichincha, 1400 m, 15.8.1992
Enantia citrinella FELDER ♂ (Dismorphiinae, Pieridae) R Río Quimi, Cantón Yacuambi, Provinz Zamora-Chinchipe, 900 m, 7.9.1993	*Enantia licinia* CRAMER ♂ (Dismorphiinae, Pieridae) R 17 km östlich von Sto. Domingo de los Colorados, Prov. Pichincha, 750 m, 15.7.1990	*Enantia licinia* CRAMER ♀ (Dismorphiinae, Pieridae) R 17 km östlich von Sto. Domingo de los Colorados, Prov. Pichincha, 750 m, 15.7.1990

Abb. 8.35. Konvergente Farbmusterausbildung bei vermutlich genießbaren Arten Ecuadors. Die Arten gehören zu zwei recht unterschiedlichen Unterfamilien (Coliadinae, Dismorphiinae) der Pieridae.

Dismorphia zaela zaela HEWITSON ♂ (Pieridae) R Buenaventura, 11 km westl. v. Piñas, Provinz El Oro, 850 m, 22.7.1992	*Dismorphia zaela zaela* HEWITSON ♀ (Pieridae) R Buenaventura, 11 km westl. v. Piñas, Provinz El Oro, 850 m, 22.7.1992	*Dismorphia zaela abilene* HEWITSON ♂ (Pieridae) R Río Topo, ca. 50 km östlich v. Baños, Prov. Tungurahua, 1250 m, 4.8.1992
Adelpha irmina DOUBLEDAY (Nymphalidae) R Sabanilla, östlich von Loja, Prov. Zamora-Chinchipe, 1800 m, 28.7.1992	*Adelpha cytherea* LINNAEUS (Nymphalidae) R 17 km östlich von Sto. Domingo de los Colorados, Prov. Pichincha, 700 m, 10.7.1990	*Leodonta zenobina* HOPFFER (Pieridae) R Buenaventura, 11 km westl. v. Piñas, Provinz El Oro, 900 m, 13.9.1993
Adelpha alala HEWITSON (Nymphalidae) R Valladolid, ca. 150 km südl. von Loja, Provinz Zamora-Chinchipe, 1600 m, 25.7.1992	*Adelpha zina* HEWITSON (Nymphalidae) R 16 km östlich von Sto. Domingo de los Colorados, Prov. Pichincha, 750 m, 11.7.1990	*Leptophobia eleusis helena* LUCAS (Pieridae) R Buenaventura, 11 km westl. v. Piñas, Provinz El Oro, 900 m, 5.9.1993

Abb. 8.36. Konvergente Farbmusterausbildung bei *Dismorphia*- und *Adelpha*arten Ecuadors. Die Männchen der westecuadorianischen Unterart *zaela* von *Dismorphia zaela* nähern sich im Aussehen, mehr aber noch im Verhalten vielen der genießbaren *Adelpha*arten. Die Weibchen der beiden Unterarten von *Dismorphia zaela* unterscheiden sich wenig, sie sehen – wie auch die Männchen der ostecuadorianischen Unterart *abilene* – anderen schwarzweißen Faltern ähnlich.

Eronia leda BOISDUVAL ♂ (Pieridae) R Kenia, Arabuko-Sokoke-Wald, 22 km südlich v. Malindi, 0 m, 21.8.1977	*Eronia leda* BOISDUVAL ♀ (Pieridae) R Kenia, Arabuko-Sokoke-Wald, 22 km südlich v. Malindi, 0 m, 19.8.1977	*Eronia cleodora* HÜBNER ♂ (Pieridae) R Kenia, Arabuko-Sokoke-Wald, 40 km südlich v. Malindi, 50 m, 14.8.1983	*Eronia cleodora* HÜBNER ♀ (Pieridae) R Kenia, Ruinenstadt Gedi, südl. v. Malindi, 0 m, 4.8.1977
Colotis auxo incretus ♂ BUTLER (Pieridae) R Kenia, Kiliti, 60km südl. v. Malindi, 0 m, 21.8.1977	*Colotis auxo incretus* BUTLER ♀ (Pieridae) R Kenia, Mombasa, Nordküste, 0 m, 13.8.1983	*Colotis ione* GODART ♂ (Pieridae) R Kenia, Mombasa, Nordküste, 0 m, 8.8.1983	*Colotis ione* GODART ♀-f. *ione* (Pieridae) R Kenia, Arabuko-Sokoke-Wald, 22 km südlich v. Malindi, 0 m, 16.8.1983
Colotis eucharis evarne KLUG ♂ (Pieridae) R Kenia, Mombasa, Nordküste, 0 m, 8.8.1983	*Colotis eucharis evarne* KLUG ♀ (Pieridae) R Kenia, Mombasa, Nordküste, 0 m, 9.8.1984	*Colotis danae* FABRICIUS ♂ (Pieridae) R Kenia, Malindi, Südküste, 0 m, 3.8.1977	*Colotis phisadia* GODART ♂ (Pieridae) R Kenia, Mombasa, Nordküste, 0 m, 9.8.1984

Abb. 8.37. Konvergente Farbmusterausbildung von *Colotis auxo incretus* und *Eronia leda*. Zusätzlich sind die der Art *Colotis auxo incretus* sehr ähnliche Art *Colotis eucharis evarne*, andere *Colotis*arten und die Art *Eronia cleodora* zum Vergleich abgebildet.

Pseudacraea boisduvali DOUBLEDAY *trimeni* BUTLER (Nymphalinae) R Kenia, Arabuko-Sokoke-Wald, 22 km südlich v. Malindi, 0 m, 15.5.1978	*Acraea natalica natalica* ♂ BOISDUVAL (Acraeinae) R Kenia, Arabuko-Sokoke-Wald, 22 km südlich v. Malindi, 0 m, 3.81984
Acraea satis ♂ WARD (Acraeinae) R Kenia, Shimba Hills Nationalpark, südlich von Kwale, 350 m, 11.8.1988	*Acraea satis* ♀ WARD (Acraeinae) R Kenia, Shimba Hills Nationalpark, südlich von Kwale, 350 m, 11.8.1988

Abb. 8.38. Der Batessche Nachahmer *Pseudacraea boisduvali trimeni* (Nymphalinae) und ein gut passendes Vorbild (*Acraea natalica natalica*) und ein weniger geeignetes Vorbild (*Acraea satis* ♂)

Graphium policenes CRAMER ♂ (Papilionidae) R Kamerun, Kribi, Kienké-Fluß, 50 m, 1.1.1975	*Graphium leonidas* FABRICIUS ♂ (Papilionidae) R Kenia, Arabuko-Sokoke-Wald, 22 km südlich v. Malindi, 0 m, 21.8.1977	*Graphium leonidas* FABRICIUS ♀ (Papilionidae) R Kenia, Arabuko-Sokoke-Wald, 22 km südlich v. Malindi, 0 m, 25.8.1977
Pseudacraea semire CRAMER ♂ (Nymphalinae) R Kamerun, Kribi, Kienké-Fluß, 50 m, 1.1.1975	*Pseudacraea semire* CRAMER ♂ (Nymphalinae) R Kamerun, Kribi, Lobé-Fluß, 50 m, 28.12.1974	*Tirumala petiverana* DOUBLEDAY ♂ (Danainae) R Kenia, Kilifi, Westen, 0 m, 15.8.1984

Abb. 8.39. *Pseudacraea semire* und ähnliche Arten in Kamerun. Die *Graphium*arten sind genießbar ebenso wie *Pseudacraea semire*. *Graphium leonidas* allerdings zeigt größere Ähnlichkeit zu der ungenießbaren Art *Tirumala petiverana* (Danainae), vor allem im weiblichen Geschlecht.



Heliconius numata CRAMER
(Heliconiinae, Nymphalidae) R

San Sebastian bei
Pto. Francisco de Orellana (Coca)
Provinz Napo, 350 m, 29.8.1993

Consul fabius CRAMER
(Charaxinae, Nymphalidae) R

Rio Jatunyacu bei
Pto. Napo, Provinz Napo
500 m, 15.8.1990

Abb. 8.40. Ein Fall von Batesscher Mimikry im Oriente Ecuadors (Gebiet der Amazonasquellflüsse). Bedenkt man, daß die Schwänze des Nachahmers (*Consul fabius*) im Flug so gut wie nicht zu bemerken sind, so ist die Ähnlichkeit der Falter beider Arten groß. Ob "das Vorbild" (*Heliconius numata*) überall in ausreichender Zahl zur Verfügung steht, wo der Nachahmer auftritt, bleibt fraglich.

Cirrochroa orissa
FELDER ♂
(Nymphalidae) R

Insel Phuket,
Khao Phra Thaew,
150 m, 12.8.1987

Cirrochroa orissa
FELDER ♀
(Nymphalidae) R

Insel Phuket,
Khao Phra Thaew,
250 m, 13.8.1987

Cupha erymanthis
DRURY ♂
(Nymphalidae) R

Insel Phuket,
Karon Beach,
0 m, 12.8.1986

Cirrochroa tyche
FELDER ♂
(Nymphalidae) R

Insel Phuket,
Karon Beach,
0 m, 9.8.1986

Cirrochroa emalea
GUÉRIN ♂
(Nymphalidae) R

Insel Phuket,
Khao Phra Thaew,
200 m, 19.8.1986

Rhinopalpa polynice
CRAMER ♀
(Nymphalidae) R

Insel Phuket,
Khao Phra Thaew,
250 m, 24.8.1987

Abb. 8.41. Konvergente Farbmusterausbildung bei den genießbaren Arten *Cirrochroa orissa* und *Cupha erymanthis* im Khao Phra Thaew-Park (Phuket, Thailand). Zum Vergleich sind auch andere Arten der Gattung *Cirrochroa* und die ziemlich seltene Art *Rhinopalpa polynice* abgebildet, die im Flug durch das Fehlen der ausgedehnten Dunkelfärbung des Vorderflügelapex und ihr Verhalten unterschieden werden können.

Lamproptera meges ZINKEN (Papilionidae) R	*Neurobasis* spec. (Odonata, Zygoptera, Colopterygidae) R
Thailand, Khlong Nah Kah, sudlich von Ranong, 50 m, 18.8.1987	Thailand, 45 km nordostlich von Chiang Mai, Provinz Chiang Mai, 550 m, 5.8.1986

Abb. 8.42. Der Schwalbenschwanz *Lamproptera meges* sieht im Flug Libellen ähnlich, mit denen er auch seine "Vorliebe" für feuchte Stellen bzw. Wasser gemeinsam hat (Khao Phra Thaew-Park, Phuket, Thailand).

Abb. 8.43. Der Schwalbenschwanz *Lamproptera meges* ZINKEN sucht oft feuchte Stellen auf wie viele Libellen auch (Khao Phra Thaew-Park, Phuket, Thailand).

Phalanta alcippe CRAMER ♀ (Nymphalidae) R Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 200 m, 22.8.1987	*Neptis ananta* MOORE (Nymphalidae) R Doi Suthep, Chiang Mai, 1300 m, 30.3.1988	*Lasippa heliodore* FABRICIUS (Nymphalidae) R Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 200 m, 28.7.1987	*Herona marathus* DOUBLEDAY (Nymphalidae) R Nordthailand, Doi Chiang Dao, 650 m, Jan.-März 1988	*Symbrenthia javanus* *daruca* MOORE (Nymphalidae) R Nordthailand, Doi Chiang Dao, 650 m, 31.3.1988
Chersonesia rahria MOORE ♂ (Nymphalidae) R Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 100 m, 25.7.1987	*Neptis miah* MOORE (Nymphalidae) R Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 200 m, 15.8.1986	*Pantoporia* *hordonia* STOLL (Nymphalidae) R 60 km nördlich von Chiang Mai, 450 m, 3.8.1986	*Athyma nefte* CRAMER ♀ (Nymphalidae) R Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 200 m, 29.7.1987	*Dodona egeon* WESTWOOD (Riodininae) R Doi Suthep, Chiang Mai, 1300 m, 1.4.1988
Cyrestis themire HONRATH (Nymphalidae) R Insel Phuket, Karon Beach, 0 m, 13.8.1986	*Neptis hylas* LINNAEUS (Nymphalidae) R Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 200 m, 28.7.1987	*Neptis harita* MOORE (Nymphalidae) R Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 250 m, 28.7.1987	*Athyma perius* LINNAEUS (Nymphalidae) R Chiang Mai, Norden, 400 m, 2.8.1986	*Paralaxita orphna* BOISDUVAL (Riodininae) R Khlong Nah Kah, Ranong, 50 m, 19.8.1987

Abb. 8.44. Ähnlichkeitskomplex braun-schwarz gestreifter Falter Thailands. Zum Vergleich sind in der 3. Reihe jeweils abweichend gefärbte Verwandte der darüber abgebildeten Arten zu sehen.

Eurema simulatrix STAUDINGER ♂ (Pieridae) R 45 km nordöstlich von Chiang Mai, 550 m, 5.8.1986	*Dercas verhuelli* HOEVEN ♂ (Pieridae) R Doi Suthep, Chiang Mai, 1100 m, 30.3.1988	*Gandaca harina* HORSFIELD (Pieridae) R Khlong Nah Kah, südl. v. Ranong, 50 m, 19.8.1987
Catopsilia pomona FABRICIUS ♀-f. *pomona* (Pieridae) R 45 km nordöstlich von Chiang Mai, 550 m, 2.8.1986	*Catopsilia pomona* FABRICIUS ♀-f. *crocale* (Pieridae) R Chiang Mai, Norden, 400 m, 28.7.1986	*Catopsilia pyranthe* LINNAEUS ♀ (Pieridae) R 70 km nordöstl. v. Chiang Mai, 800 m, 29.7.1986
Pathysa *antiphates* CRAMER *pompilius* FABRICIUS ♂ (Papilionidae) V Doi Chiang Dao, Prov. Chiang Mai, 650 m, Jan.-März 1988	*Catopsilia* *pomona* FABRICIUS ♂-f. *alcmeone* (Pieridae) R Chiang Mai, Norden, 400 m, 30.7.1986	*Pathysa* *antiphates* CRAMER *itamputi* BUTLER ♂ (Papilionidae) R Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 200 m, 23.8.1987

Abb. 8.45. Ähnlichkeitskomplex genießbarer Falter mit gelber Grundfarbe in Nord- und Südthailand. Die Unterart *pompilius* von *Pathysa antiphates* fliegt in Nordthailand, die Unterart *itamputi* in Südthailand (z.B. Khao Phra Thaew-Park, Phuket).

Oleria A_1 *modesta* HAENSCH (Ithomiinae) R	*Ithomia* A_1 *hyala* HEWITSON (Ithomiinae) R	*Pteronymia* A_1 *alissa* HEWITSON (Ithomiinae) R	*Brachyglenis* A_1 *dinora* BATES (Riodininae) R	? A_1 (Dioptidae?) R
Dismorphia A_1 *theucharila* *avonia* HEW. f. *pallida* ♀ (Pieridae) R	*Dismorphia* A_1 *theucharila* *avonia* HEW. f. *pallida* ♂ (Pieridae) R	*Ithomia* A_1-A_2 *terra* *terrana* HAENSCH (Ithomiinae) R	*Hypoleria* A_1 *mirza* HEWITSON (Ithomiinae) R	*Heterosais* A_1 *giulia* *gedera* HEWITSON (Ithomiinae) R
Pteronymia A_2 *asopo aselliata* HAENSCH (Ithomiinae) R	*Miraleria* A_2-A_3 *cymothoe* HEWITSON (Ithomiinae) R	*Isostyla* A_2 *zetila* BOISDUVAL (Dioptidae) R	*Greta* A_2 *andromica* HEWITSON (Ithomiinae) R	*Greta* A_3 *andromica* HEWITSON (Ithomiinae) R

Dircenna A_4-A_5 *jemina visina* HAENSCH (Ithomiinae) R	*Ithomia* A_4 *pseudoagalla* HEWITSON (Ithomiinae) R	*Miraleria* A_4 *sylvella* HEWITSON (Ithomiinae) R	*Greta* A_4 *enigma* HAENSCH (Ithomiinae) R
Pteronymia A_5 *laura* STAUDINGER (Ithomiinae) R	*Pteronymia* A_5 *barilla* HAENSCH (Ithomiinae) R	*Napeogenes* A_5 *stella* HEWITSON *aster* GODMAN (Ithomiinae) R	*Napeogenes* A_5 *stella* HEWITSON *aster* GODMAN (Ithomiinae) R

Abb. 8.46a

Godyris A_8 *zavaleta telesilla* HEWITSON ♂ (Ithomiinae) R	*Godyris* A_7 *zavaleta telesilla* HEWITSON ♀ (Ithomiinae) R	*Napeogenes* A_9 *peridia decora* GODMAN (Ithomiinae) R	*Napeogenes* A_5 *peridia decora* GODMAN (Ithomiinae) R
Napeogenes A_8 *cranto* FELDER (Ithomiinae) R	*Ithomia* A_9 *phanessa* HERRICH- SCHÄFFER (Ithomiinae) R	*Ithomia* A_9 *phanessa* HERRICH- SCHÄFFER (Ithomiinae) R	*Ithomia* A_9-A_6 *phanessa* HERRICH- SCHÄFFER (Ithomiinae) R
Itaballia B *marana* ♀ DOUBLEDAY (Pieridae) R	*Itaballia* *marana* ♂ DOUBLEDAY (Pieridae) R	*Ithomia* A_6-A_9 *cleora* HEWITSON (Ithomiinae) R	*Ithomia* A_6 *cleora* HEWITSON (Ithomiinae) R
Oleria B *zelica* HEWITSON (Ithomiinae) R	*Dismorphia* B *theucharila avonia* HEWITSON f. *avonia* ♀ (Pieridae) R	*Dismorphia* B *theucharila avonia* HEWITSON f. *avonia* ♂ (Pieridae) R	*Ithomia* A_6-A_8 *cleora* HEWITSON (Ithomiinae) R

Abb. 8.46b

Abb. 8.46. Kleinere Ithomiinae (Nymphalidae) und ähnliche, nicht näher verwandte Arten der westlichen Präkordillere Ecuadors (Sto. Domingo de los Colorados). **1. u. 2. Reihe** von **Abb. 8.46a**: kräftiger Blauschimmer, **3. Reihe** von **Abb. 8.46a**: schwacher Blauschimmer, die **restlichen Arten** schimmern über dunklem Hintergrund **nicht** blau. – Für alle abgebildeten Falter gilt: Prov. Pichincha, Juli - Sept., 1990, 1992 und 1993. – 1. Reihe, letzter Falter: La Unión del Toachi, östl. v. Alluriquín, 800 m; – alle übrigen Falter: 14 km - 17 km östl. v. Sto. Domingo de los Colorados, 650 m - 750 m.

Dixeia spilleri SPILLER ♂ (Pieridae) R	*Dixeia spilleri* SPILLER ♀ (Pieridae) R	*Dixeia spilleri* SPILLER ♀ (Pieridae) R
Shimba Hills-Park, südlich von Kwale, 300 m, 21.8.1985	Shimba Hills-Park, südlich von Kwale, 300 m, 21.8.1985	Shimba Hills-Park, südlich von Kwale, 350 m, 14.8.1984
Eurema senegalensis BOISDUVAL ♂ (Pieridae) R	*Eurema senegalensis* BOISDUVAL ♀ (Pieridae) R	*Eurema senegalensis* BOISDUVAL ♀ (Pieridae) R
Shimba Hills-Park, südlich von Kwale, 300 m, 21.8.1985	Shimba Hills-Park, südlich von Kwale, 300 m, 21.8.1985	Shimba Hills-Park, südlich von Kwale, 350 m, 4.8.1988

Abb. 8.47. *Dixeia spilleri* (♂, gelbe ♀-form und weiße ♀-form) und *Eurema senegalensis* (♂, frisches ♀ (Mitte) und älteres, bleicheres ♀ (rechts)), die in den Shimba Hills (Kenia) vergesellschaftet anzutreffen sind.

Dixeia spilleri SPILLER ♂ (Pieridae) R	*Dixeia spilleri* SPILLER ♀ (Pieridae) R	*Dixeia spilleri* SPILLER ♀ (Pieridae) R	*Dixeia spilleri* SPILLER ♀ (Pieridae) R
Shimba Hills-Park, südl. von Kwale, 300 m, 21.8.1985	Shimba Hills-Park, südl. von Kwale, 300 m, 21.8.1985	Shimba Hills-Park, südl. von Kwale, 350 m, 14.8.1984	Shimba Hills-Park, südl. von Kwale, 350 m, 14.8.1984
Eurema senegalensis BOISDUVAL ♂ (Pieridae) R	*Eurema senegalensis* BOISDUVAL ♀ (Pieridae) R	*Eurema senegalensis* BOISDUVAL ♀ (Pieridae) R	*Eurema senegalensis* BOISDUVAL ♀ (Pieridae) R
Shimba Hills-Park, südl. von Kwale, 300 m, 21.8.1985	Shimba Hills-Park, südl. von Kwale, 300 m, 21.8.1985	Shimba Hills-Park, südl. von Kwale, 350 m, 24.8.1985	Shimba Hills-Park, südl. von Kwale, 350 m, 4.8.1985
Eurema desjardinsi BOISDUVAL ♂ (Pieridae) R	*Eurema hecabe* LINNAEUS ♂ (Pieridae) R	*Mylothris yulei* BUTLER ♂ (Pieridae) R	*Dixeia charina liliana* GROSE-SMITH ♂ (Pieridae) R
Shimba Hills-Park, südl. von Kwale, 300 m, 21.8.1985	Kenia, Arabuko-Sokoke-Wald, 22 km südlich v. Malindi, 0 m, 27.8.1985	Shimba Hills-Park, südl. von Kwale, 350 m, 21.8.1985	Kenia, Küste, Kilifi, Westen, 0 m, 15.8.1984

Abb. 8.48. *Dixeia spilleri* (1. Reihe: ♂, gelbe, gelblich weiße und weiße ♀-form), *Eurema senegalensis* (2. Reihe: ♂, 2 frischere, mehr gelbliche ♀♀ und ein älteres, bleicheres ♀) und ähnliche Arten (3. Reihe), die in den Shimba Hills (Kenia) anzutreffen sind.

Colotis eucharis evarne KLUG ♂ (Pieridae) R Kenia, Malindi, Norden, 0 m, 21.8.1977	*Colotis eucharis evarne* KLUG ♀ (Pieridae) R Kenia, Mombasa, Nordküste, 0 m, 8.8.1983	*Colotis eucharis evarne* KLUG ♀ (Pieridae) R Kenia, Malindi, Norden, 0 m, 7.8.1977	*Colotis eucharis evarne* KLUG ♀ (Pieridae) R Kenia, Malindi, Süden, 0 m,14.5.1978	*Dixeia charina liliana* GROSE-SMITH ♀ (Pieridae) R Kenia, Arabuko-Sokoke-Wald, 40 km südlich von Malindi, 50 m, 4.8.1984
Colotis eucharis evarne KLUG ♂ (Pieridae) R Kenia, Mombasa, Nordküste, 0 m, 8.8.1983	*Colotis eucharis evarne* KLUG ♀ (Pieridae) R Kenia, Malindi, Süden, 0 m, 3.8.1977	*Colotis eucharis evarne* KLUG ♀ (Pieridae) R Kenia, Malindi, Norden, 0 m, 11.8.1977	*Colotis eucharis evarne* KLUG ♀ (Pieridae) R Kenia, Malindi, Westen, 0 m, 13.8.1977	*Dixeia charina liliana* GROSE-SMITH ♀ (Pieridae) R Kenia, Arabuko-Sokoke-Wald, 22 km südlich von Malindi, 0 m, 16.8.1983
Colotis auxo ♂ *incretus* BUTLER (Pieridae) R Kenia, Kilifi, 60 km südlich von Malindi, 0 m, 5.8.1984	*Colotis auxo* ♀ *incretus* BUTLER (Pieridae) R Kenia, Mombasa, Nordküste, 0 m, 17.8.1983	*Colotis auxo* ♀ *incretus* BUTLER (Pieridae) R Kenia, Voi, östl. Stadtteil, 550 m, 20.5.1978	*Colotis auxo* ♀ *incretus* BUTLER (Pieridae) R Kenia, Voi, östl. Stadtteil, 550 m, 22.5.1978	*Belenois gidica* ♀ GODART (Pieridae) R Kenia, Malindi, Norden, 0 m, 13.8.1977

Colotis ione GODART ♂ (Pieridae) R Kenia, Mombasa, Nordküste, 0 m, 8.8.1983	*Colotis ione* GODART ♀-f. *xanthoza* (Pieridae) R Kenia, Malindi, Süden, 0 m, 3.8.1977	*Colotis ione* GODART ♀-f. *ione* (Pieridae) R Kenia, Arabuko-Sokoke-Wald, 22 km südlich von Malindi, 0 m, 16.8.1983	*Colotis ione* GODART ♀-f. *natalensis* (Pieridae) R Kenia, Malindi, Süden, 0 m, 3.8.1977

Abb. 8.49. Die Weibchen der Arten *Colotis eucharis evarne* und *Colotis auxo incretus* verlieren – zumindest im östlichen Kenia – im Laufe ihres Lebens einen Großteil ihrer gelben und orangen Farbschuppen und werden mehr und mehr weißlich und damit anderen Pieriden ähnlich. In der letzten Reihe ist die Art *Colotis ione* mit ihren an der kenianischen Küste häufiger auftretenden Weibchenformen dargestellt.

Colotis auxo incretus BUTLER ♂ (Pieridae) R Kenia, Kilifi, 60 km südlich von Malindi, 0 m, 5.8.1984	*Colotis auxo incretus* BUTLER ♀ (Pieridae) R Kenia, Mombasa, Nordküste, 0 m, 17.8.1983	*Colotis danae* FABRICIUS ♀ (Pieridae) R Kenia, Malindi, Norden, 0 m, 8.8.1977	*Colotis danae* FABRICIUS ♂ (Pieridae) R Kenia, Malindi, Süden, 0 m, 3.8.1977	*Colotis ione* GODART ♀-f. *natalensis* ** (Pieridae) R Kenia, Malindi, Süden, 0 m, 3.8.,1977
Eronia leda BOISDUVAL ♂ (Pieridae) R Kenia, Arabuko-Sokoke-Wald, 22 km südlich v. Malindi, 0 m, 17.5.1978	*Colotis* ** *ione* GODART ♀-f. *xanthoza* (Pieridae) R Kenia, Malindi, Süden, 0 m, 3.8.1977	*Colotis antevippe* BOISDUVAL ♀ (Pieridae) R Kenia, Arabuko-Sokoke-Wald, 22 km südlich v. Malindi, 0 m, 24.8.1977	*Colotis antevippe* BOISDUVAL ♂ (Pieridae) R Kenia, Arabuko-Sokoke-Wald, 22 km südlich v. Malindi, 0 m, 16.8.1983	*Acraea satis* WARD ♀ (Acraeinae) R Kenia, Mombasa, Süden, Diani-Beach, 0 m, 10.8.1988
Colotis protomedia KLUG ♂ (Pieridae) R Kenia, Malindi, Westen, 0 m, 9.8.1977	*Colotis protomedia* KLUG ♀ (Pieridae) R Kenia, Malindi, Westen, 0 m, 13.8.1977	*Colotis* ** *ione* GODART ♀-f. *ione* (Pieridae) R Kenia, Arabuko-Sokoke-Wald, 40 km südlich v. Malindi, 50 m, 14.8.1983	*Colotis* * *ione* GODART ♂ (Pieridae) R Kenia, Mombasa, Nordküste, 0 m, 8.8.1983	*Amauris ochlea* BOISDUVAL ♂ (Danainae) R Kenia, Mombasa, Süden, Diani-Beach, 0 m, 18.8.1975
Catopsilia florella FABRICIUS ♀ (Pieridae) R Kenia, Arabuko-Sokoke-Wald, 22 km südlich v. Malindi, 0 m, 20.8.1977	*Eronia cleodora* HÜBNER ♀ (Pieridae) R Kenia, Ruinen von Gedi, südlich v. Malindi, 0 m, 4.8.1977	*Colotis* ** *ione* GODART ♀-f. *ione* (Pieridae) R Kenia, Mombasa, Nordküste, 0 m, 9.8.1984	*Appias epaphia contracta* BUTLER ♀ (Pieridae) R Kenia, Arabuko-Sokoke-Wald, 40 km südlich v. Malindi, 50 m, 7.8.1983	*Pseudacraea lucretia* ♂ CRAMER (Nymphalinae) R Kenia, Arabuko-Sokoke-Wald, 22 km südlich v. Malindi, 0 m, 17.5.1978

Abb. 8.50. *Colotis ione* (♂ mit *, ♀-Formen mit ** gekennzeichnet) und den Weibchenformen ähnliche Arten der kenianischen Küste. Die überwiegend stark abweichend gefärbten Männchen der *Colotis*arten, die anderen Ähnlichkeitsgruppen zuzuordnen sind, sind nur zum Vergleich mitabgebildet.



Colias dimera DOUBLEDAY & HEWITSON ♂ (Pieridae) R Ecuador, Baños, Provinz Tungurahua, 2100 m, 1.8.1990	*Colias dimera* DOUBLEDAY & HEWITSON ♂ (Pieridae) R Ecuador, Otavalo, Provinz Imbabura, 3200 m, 23.8.1990	*Colias dimera* DOUBLEDAY & HEWITSON ♂ (Pieridae) R Ecuador, Baños, Provinz Tungurahua, 2100 m, 1.8.1990	*Tatochila sagittata* RÖBER (Pieridae) R Ecuador, westl. v. Cerro Muyurcu, Otavalo, Provinz Imbabura, 3000 m, 19.9.1993
Colias lesbia FABRICIUS ♂ (Pieridae) R Ecuador, westl. v. Cerro Muyurcu, Otavalo, Provinz Imbabura, 3000 m, 19.8.1990	*Colias lesbia* FABRICIUS ♀ (Pieridae) R Ecuador, westl. v. Cerro Muyurcu, Otavalo, Provinz Imbabura, 3000 m, 19.8.1990	*Colias lesbia* FABRICIUS ♀ (Pieridae) R Ecuador, westl. v. Cerro Muyurcu, Otavalo, Provinz Imbabura, 3000 m, 22.8.1990	*Lymanopoda nivea* STAUDINGER (Satyrinae) R Ecuador, westl. v. Cerro Muyurcu, Otavalo, Provinz Imbabura, 2950 m, 19.8.1990
Tatochila autodice HÜBNER ♀ (Pieridae) R Argentinien, Uspallata, Provinz Mendoza, 1900 m, 15.1.1994	*Tatochila vanvolxemii* HÜBNER ♀ (Pieridae) R Argentinien, Uspallata, Provinz Mendoza, 1900 m, 15.1.1994	*Colias lesbia* FABRICIUS ♀ (Pieridae) R Argentinien, San Javier bei San Miguel de Tucumán, Provinz Tucumán, 1200 m, 23.1.1994	*Ascia monuste automate* BURMEISTER ♀ (Pieridae) R Argentinien, San Javier bei San Miguel de Tucumán, Provinz Tucumán, 1200 m, 23.1.1994

Abb. 8.51. *Colias dimera, Colias lesbia* und ihren hellen Weibchenformen ähnliche Falterarten in den ecuadorianischen (Otavalo, Baños) und argentinischen Anden (San Javier de Tucumán, Uspallata bei Mendoza)

Vanessa carye HÜBNER (Nymphalinae) R Argentinien, San Carlos de Bariloche, Prov. Río Negro, 700 m, 11.1.1994	*Colias vautieri* GUÉRIN ♂ (Pieridae) R Argentinien, San Carlos de Bariloche, Prov. Río Negro, 700 m, 12.1.1994	*Colias vautieri* GUÉRIN ♀ (Pieridae) R Argentinien, San Carlos de Bariloche, Prov. Río Negro, 700 m, 12.1.1994	*Tatochila blanchardii* BUTLER (Pieridae) R Argentinien, San Carlos de Bariloche, Prov. Río Negro, 700 m, 11.1.1994
Argyrophorus argenteus BLANCHARD ♀ (Satyrinae) R Argentinien, El Calafate, Lago Argentino, Provinz Santa Cruz, 200 m, 3.1.1994	*Colias vautieri* GUÉRIN ♂ (Pieridae) R Argentinien, El Calafate, Lago Argentino, Provinz Santa Cruz, 200 m, 3.1.1994	*Colias vautieri* GUÉRIN ♀ (Pieridae) R Argentinien, El Calafate, Lago Argentino, Provinz Santa Cruz, 200 m, 3.1.1994	*Tatochila theodice* BOISDUVAL ♂ (Pieridae) R Argentinien, El Chaltén, Fitz Roy-Berge, Provinz Santa Cruz, 550 m, 6.1.1994
Tatochila theodice BOISDUVAL ♂ (Pieridae) R Argentinien, El Calafate, Lago Argentino, Provinz Santa Cruz, 200 m, 4.1.1994	*Tatochila sterodice* STAUDINGER ♂ (Pieridae) R Argentinien, El Calafate, Lago Argentino, Provinz Santa Cruz, 200 m, 2.1.1994	*Colias vautieri* GUÉRIN ♀ (Pieridae) R Argentinien, El Chaltén, Fitz Roy-Berge, Provinz Santa Cruz, 700 m, 7.1.1994	*Tatochila theodice* BOISDUVAL ♀ (Pieridae) R Argentinien, El Calafate, Lago Argentino, Provinz Santa Cruz, 200 m, 4.1.1994

Abb. 8.52. *Colias vautieri* und ähnliche Arten der südlichen Anden (San Carlos de Bariloche, Lago Argentino und Fitz Roy-Berge in Argentinien)

Colias blameyi JORGENSEN ♂ (Pieridae) R nördl. Argentinien, Cieneguillas, ca. 30 km westlich v. La Quiaca, Prov. Jujuy, 3600 m, 20.1.1994	*Colias blameyi* JORGENSEN ♂ (Pieridae) R nördl. Argentinien, Cieneguillas, ca. 30 km westlich v. La Quiaca, Prov. Jujuy, 3600 m, 19.1.1994	*Tatochila mercedis* ESCHSCHOLTZ ♂ (Pieridae) R nördl. Argentinien, Cieneguillas, ca. 30 km westlich v. La Quiaca, Prov. Jujuy, 3600 m, 20.1.1994
Lactista spec. (Caelifera, Oedipodinae, Acridiidae) R nördl. Argentinien, Cieneguillas, ca. 30 km westlich v. La Quiaca, Prov. Jujuy, 3600 m, 20.1.1994	*Colias blameyi* JORGENSEN ♀ (Pieridae) R nördl. Argentinien, Cieneguillas, ca. 30 km westlich v. La Quiaca, Prov. Jujuy, 3600 m, 20.1.1994	*Colias blameyi* JORGENSEN ♀ (Pieridae) R nördl. Argentinien, Cieneguillas, ca. 30 km westlich v. La Quiaca, Prov. Jujuy, 3600 m, 20.1.1994

Abb. 8.53. *Colias blameyi* und ähnliche Arten der nordargentinischen Anden (Cieneguillas bei La Quiaca, Provinz Jujuy, ca. 3600 m über NN, an der bolivianischen Grenze)

Appias nero FABRICIUS ♂ (Pieridae) R Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 150 m, 21.3.1988	*Appias nero* FABRICIUS ♂ (Pieridae) R Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 250 m, 29.7.1987
Appias nero FABRICIUS ♀ (Pieridae) R Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 100 m, 20.7.1987	*Appias nero* FABRICIUS ♀ (Pieridae) R Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 200 m, 15.7.1987

Abb. 8.54. Die beiden Formen von *Appias nero* im männlichen und weiblichen Geschlecht (Khao Phra Thaew-Park, Phuket, Thailand)



Danaus genutia CRAMER ♂ (Danainae) R Thailand, 45 km nordöstlich von Chiang Mai, 550 m, 2.8.1986	*Appias nero* FABRICIUS ♂ (Pieridae) R Thailand, Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 150 m, 21.3.1988	*Appias nero* FABRICIUS ♂ (Pieridae) R Thailand, Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 250 m, 29.7.1987	*Episteme vetula* GEYER (Agaristidae) R Thailand, Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 100 m, 9.8.1987
Cethosia penthesilea CRAMER ♀ (Heliconiinae) R Thailand, Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 200 m, 5.8.1987	*Appias nero* FABRICIUS ♀ (Pieridae) R Thailand, Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 100 m, 20.7.1987	*Appias nero* FABRICIUS ♀ (Pieridae) R Thailand, Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 200 m, 15.7.1987	*Appias lalage* DOUBLEDAY ♂ (Pieridae) R Thailand, Doi Inthanon, Provinz Chiang Mai, 1700 m, 29.3.1988
Danaus chrysippus LINNAEUS ♂ (Danainae) R Thailand, 20 km nördlich von Chiang Mai, 350 m, 3.8.1986	*Cirrochroa emalea* GUÉRIN ♂ (Nymphalinae) R Thailand, Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 250 m, 19.8.1986	*Cethosia penthesilea* CRAMER ♂ (Heliconiinae) R Thailand, Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 200 m, 28.7.1987	*Scrobigera proxima* WALKER (Agaristidae) R Thailand, Insel Phuket, Khao Phra Thaew, 200 m, 22.3.1988

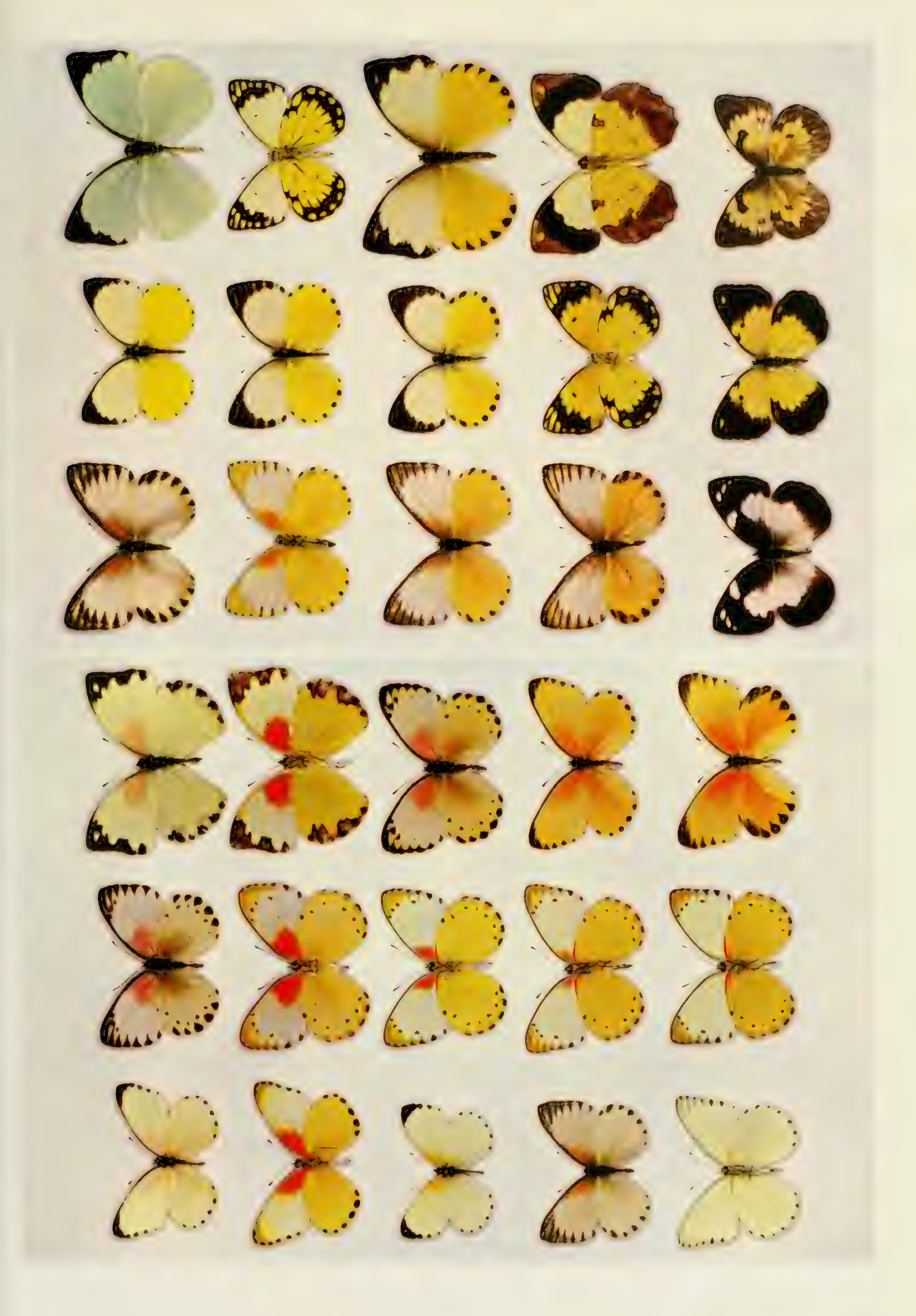
Abb. 8.55. Die beiden Formen von *Appias nero* im männlichen und weiblichen Geschlecht und diesen Formen ähnliche Arten des Khao Phra Thaew-Parks auf Phuket in Thailand. Die Art *Appias lalage* mit der für viele *Appias*arten charakteristischen Färbung ist nur zum Vergleich abgebildet.

Mylothris D *agathina* CRAMER ♀ (Pieridae) R Kenia, Ganze, 25 km nordwestl. von Kilifi, 200 m, 10.8.1984	*Mylothris* D *agathina* CRAMER ♀ (Pieridae) V Kenia, Malindi, Norden, 0 m, 11.8.1977	*Mylothris* A *agathina* CRAMER ♂ (Pieridae) R Kenia, Malindi, Norden, 0 m, 31.7.1977	*Mylothris* A *agathina* CRAMER ♂ (Pieridae) V Kenia, Arabuko-Sokoke-Wald, 40 km südlich v. Malindi, 50 m, 6.8.1984
Belenois D *thysa* HOPFFER ♀ (Pieridae) R Kenia, Arabuko-Sokoke-Wald, 22 km südlich v. Malindi, 0 m, 3.8.1984	*Belenois* D *thysa* HOPFFER ♀ (Pieridae) V Kenia, Mombasa, Diani-Beach, 0 m, 2.9.1975	*Belenois* A *thysa* HOPFFER ♀ (Pieridae) R Kenia, Arabuko-Sokoke-Wald, 40 km südlich v. Malindi, 50 m, 8.8.1984	*Belenois* A *thysa* HOPFFER ♀ (Pieridae) V Kenia, Umgebung Mombasa, nordöstl. v. Kaloleni, 200 m, 11.8.1984
Belenois D-B *gidica* GODART ♀ (Pieridae) R Kenia, Mombasa, Nordküste, 0 m, 19.8.1983	*Appias sabina* A-B FELDER & FELDER ♀ (Pieridae) V Kenia, Arabuko-Sokoke-Wald, 22 km südlich v. Malindi, 0 m, 15.5.1978	*Belenois* A *thysa* HOPFFER ♂ (Pieridae) R Kenia, Arabuko-Sokoke-Wald, 40 km südlich v. Malindi, 50 m, 6.8.1984	*Belenois* A *thysa* HOPFFER ♂ (Pieridae) V Kenia, Arabuko-Sokoke-Wald, 40 km südlich v. Malindi, 50 m, 6.8.1984
Belenois D-B-C *gidica* GODART ♀ (Pieridae) R Kenia, Malindi, Westen, 0 m, 9.8.1977	*Belenois* D-B *creona* CRAMER ♀ (Pieridae) R Kenia, Voi, östlicher Stadtteil, 550 m, 20.5.1978	*Eronia* D-B *cleodora* HÜBNER ♀ (Pieridae) R Kenia, Ruinen von Gedi, südlich v. Malindi, 0 m, 4.8.1977	*Belenois* B-C *creona* CRAMER ♀ (Pieridae) R nördliches Kenia, Marsabit, 1500 m, 10.4.1977

Abb. 8.56. Die Männchen von *Belenois thysa*, mehr aber noch die den Männchen ähnlichen Weibchen sehen den Männchen der Art *Mylothris agathina* ähnlich; eine andere, ockerfarbene Weibchenform von *Belenois thysa* gleicht den Weibchen von *Mylothris agathina*. Andere Falter (Weibchen von *Appias sabina*, *Belenois gidica*, *Belenois creona* und *Eronia cleodora*) schließen sich an die Ähnlichkeitsgruppe an, wobei die Ähnlichkeit zur ungenießbaren Art *Mylothris agathina* mehr und mehr abnimmt. Erklärung der Typen A, B, C und D siehe Kap. 4.6.4, S. 97.

Mylothris agathina A CRAMER ♂ (Pieridae) R Malindi, Norden, 0 m, 31.7.1977	*Belenois thysa* A HOPFFER ♀ (Pieridae) R Mombasa, Süden, Diani-Beach, 0 m, 27.8.1975	*Nepheronia argia* A FABRICIUS ♀ (Pieridae) R Mombasa, Süden, Diani-Beach, 0 m, 30.8.1975	*Appias sabina* C-A FELDER & FELDER ♀ (Pieridae) R Arabuko-Sokoke-Wald, 22 km südl. v. Malindi, 0 m, 19.5.1978	*Appias lasti* B GROSE-SMITH ♂ (Pieridae) R Arabuko-Sokoke-Wald, 40 km südl. v. Malindi, 50 m, 8.8.1984	*Nepheronia* C* *thalassina* BOISDUVAL ♂ (Pieridae) R Arabuko-Sokoke-Wald, 22 km südl. v. Malindi, 0 m, 23.5.1978
Mylothris agathina A CRAMER ♂ (Pieridae) V Arabuko-Sokoke-Wald, 40 km südl. v. Malindi, 50 m, 6.8.1984	*Belenois thysa* A HOPFFER ♀ (Pieridae) V Mombasa, Nordküste, 0 m, 13.8.1983	*Nepheronia argia* A FABRICIUS ♀ (Pieridae) V Arabuko-Sokoke-Wald, 22 km südl. v. Malindi, 0 m, 27.8.1985	*Appias sabina* A FELDER & FELDER ♀ (Pieridae) V Arabuko-Sokoke-Wald, 22 km südl. v. Malindi, 0 m, 16.8.1983	*Appias lasti* B-C GROSE-SMITH ♀ (Pieridae) R Arabuko-Sokoke-Wald, 40 km südl. v. Malindi, 50 m, 6.8.1984	*Belenois creona* B-C CRAMER ♂ (Pieridae) V Mombasa, Süden, Diani-Beach, 0 m, 27.8.1975
Mylothris yulei C-A BUTLER ♂ (Pieridae) V Shimba Hills-Nat.-Park, südlich von Kwale, 350 m, 14.8.1984	*Belenois thysa* A-B HOPFFER ♂ (Pieridae) V Arabuko-Sokoke-Wald, 40 km südl. v. Malindi, 50 m, 6.8.1984	*Belenois thysa* A(-D) HOPFFER ♀ (Pieridae) R Arabuko-Sokoke-Wald, 40 km südl. v. Malindi, 50 m, 6.8.1984	*Appias sabina* A FELDER & FELDER ♀ (Pieridae) R Arabuko-Sokoke-Wald, 22 km südl. v. Malindi, 0 m, 18.8.1977	*Appias lasti* B-C GROSE-SMITH ♀ (Pieridae) R Arabuko-Sokoke-Wald, 40 km südl. v. Malindi, 50 m, 14.8.1983	*Nepheronia* B *thalassina* BOISDUVAL ♀ (Pieridae) R Arabuko-Sokoke-Wald, 22 km südl. v. Malindi, 0 m, 19.8.1977
Appias sabina C-A FELDER & FELDER ♀ (Pieridae) R Arabuko-Sokoke-Wald, 22 km südl. v. Malindi, 0 m, 17.8.1977	*Belenois thysa* (A-)B HOPFFER ♂ (Pieridae) V Arabuko-Sokoke-Wald, 40 km südl. v. Malindi, 50 m, 14.8.1983	*Mylothris agathina* D CRAMER ♀ (Pieridae) R Ganze, 25 km nordwest- lich von Kilifi, 200 m, 10.8.1984	*Appias sabina* A FELDER & FELDER ♀ (Pieridae) R Arabuko-Sokoke-Wald, 22km südlich v. Malindi, 0 m, 15.5.1978	*Belenois creona* D-B CRAMER ♀ (Pieridae) V Malindi, Norden, 0 m, 31.7.1977	*Eronia cleodora* D-B HÜBNER ♀ (Pieridae) R Arabuko-Sokoke-Wald, 40 km südl. v. Malindi, 50 m, 6.8.1984
Appias sabina C FELDER & FELDER ♂ (Pieridae) V Arabuko-Sokoke-Wald, 22 km südl. v. Malindi, 0 m, 17.8.1977	*Belenois thysa* B HOPFFER ♂ (Pieridae) V Arabuko-Sokoke-Wald, 40 km südl. v. Malindi, 50 m, 7.8.1983	*Mylothris agathina* D CRAMER ♀ (Pieridae) R Mombasa, Süden, Diani-Beach, 0 m, 21.8.1975	*Appias epaphia* *contracta* BUTLER ♀ (Pieridae) R Arabuko-Sokoke-Wald, 40 km südl. v. Malindi, 50 m, 7.8.1983	*Belenois creona* D-B CRAMER ♀ (Pieridae) V Voi, östlicher Stadtteil, 550 m, 20.5.1978	*Belenois gidica* D-B GODART ♀ (Pieridae) R Mombasa, Nordküste, 0 m, 19.8.1983

Abb. 8.57. Falter der kenianischen Küste mit gelben bzw. ockergelben Hinterflügeln, mit (Typ A) oder ohne (Typ B) orangem Wurzelfleck auf der Unterseite der Vorderflügel einschließlich der Übergänge zu den Typen C und D. Das Weibchen von *Appias epaphia*, das einer anderen Ähnlichkeitsgruppe angehört, ist nur zum Vergleich angegeben (vgl. Abb. 8.32 bzw. Kap. 4.6.5, S. 101). Definition der einzelnen Typen A-D s. Kap. 4.6.4., S. 97.



Nepheronia C *argia* FABRICIUS ♂ (Pieridae) R Arabuko-Sokoke-Wald, 22 km südl. v. Malindi, 0 m, 26.5.1978	*Catopsilia* C *florella* FABRICIUS ♂ (Pieridae) R Mombasa, Süden, Diani-Beach, 0 m, 20.8.1975	*Mylothris* C-A *yulei* BUTLER (Pieridae) R Shimba Hills-Nationalpark, südlich von Kwale, 350 m, 14.8.1984
Nepheronia C* *thalassina* BOISDUVAL ♂ (Pieridae) R Arabuko-Sokoke-Wald, 22 km südl. v. Malindi, 0 m, 23.5.1978	*Catopsilia* C *florella* FABRICIUS ♀ (Pieridae) R Malindi, Süden, 0 m, 14.5.1978	*Appias sabina* C FELDER & FELDER ♂ (Pieridae) V Arabuko-Sokoke-Wald, 22 km südl. v. Malindi, 0 m, 17.8.1973
Nepheronia C *buqueti* BOISDUVAL ♂ (Pieridae) R Malindi, Süden, 0 m, 5.8.1977	*Appias sabina* C FELDER & FELDER ♂ (Pieridae) R Arabuko-Sokoke-Wald, 22 km südl. v. Malindi, 0 m, 18.8.1977	*Appias sabina* C-A FELDER & FELDER ♀ (Pieridae) R Arabuko-Sokoke-Wald, 22 km südl. v. Malindi, 0 m, 19.5.1978
Nepheronia C *buqueti* BOISDUVAL ♀ (Pieridae) R Arabuko-Sokoke-Wald, 22 km südl. v. Malindi, 0 m, 15.5.1978	*Appias epaphia* C *contracta* BUTLER ♂ (Pieridae) R 50 km nordwestlich von Nairobi, 2000 m, 16.4.1977	*Appias epaphia* *contracta* BUTLER ♀ (Pieridae) R Arabuko-Sokoke-Wald, 40 km südl. v. Malindi, 50 m, 7.8.1983
Belenois C *gidica* GODART ♂ (Pieridae) R Mombasa, Süden Diani-Beach, 0 m, 20.8.1975	*Belenois* C *gidica* GODART ♀ (Pieridae) R Malindi, Norden, 0 m, 13.8.1977	*Belenois* *gidica* GODART ♀ (Pieridae) R Fundiza, Westen, 35 km nördl. v. Malindi, 50 m, 12.8.1984

Abb. 8.58. Falter der kenianischen Küste mit weißer Grundfarbe. Es handelt sich vorwiegend um ♂♂, deren ♀♀ vielfach anders gefärbt sind (vgl. Abb. 8.56, 8.57). Das ♀ von *Appias epaphia* und das rechts abgebildete ♀ von *Belenois gidica* leiten zu einer anderen Ähnlichkeitsgruppe über (vgl. Abb. 8.32 bzw. Kap. 4.6.5., S. 101). Definition der einzelnen Typen A, B, C und D s. Kap. 4.6.4., S. 97.

Bematistes aganice *montana* BUTLER ♂ (Acraeinae) R Shimba Hills-Nat.-Park, südlich von Kwale, 350 m, 21.8.1985	*Pseudacraea lucretia* CRAMER ♀ (Nymphalinae) R Shimba Hills-Nat.-Park, südlich von Kwale, 350 m, 11.8.1988	*Pseudacraea lucretia* CRAMER ♂ (Nymphalinae) R Arabuko-Sokoke-Wald, 22 km südl. v. Malindi, 0 m, 17.5.1978	*Hypolimnas* *deceptor* TRIMEN ♂ (Nymphalinae) R Arabuko-Sokoke-Wald, 22 km südl. v. Malindi, 0 m, 3.8.1984
Acraea esebria HEWITSON (Acraeinae) R Shimba Hills-Nat.-Park, südlich von Kwale, 350 m, 23.8.1985	*Papilio dardanus* BROWN *tibullus* KIRBY ♀ (Papilionidae) R Shimba Hills-Nat.-Park, südlich von Kwale, 350 m, 14.8.1984	*Amauris ochlea* BOISDUVAL ♂ (Danainae) R Mombasa, Süden, Diani-Beach, 0 m, 18.8.1975	*Hypolimnas misippus* LINNAEUS ♂ (Nymphalinae) R Arabuko-Sokoke-Wald, 40 km südl. v. Malindi, 50 m, 8.8.1984
Papilio dardanus BROWN *tibullus* KIRBY ♀ (Papilionidae) R Arabuko-Sokoke-Wald, 40 km südl. v. Malindi, 50 m, 25.5.1978	*Danaus chrysippus* LINNAEUS f. *dorippus* ♀ (Danainae) R Mombasa, Süden, Diani-Beach, 0 m, 2.9.1975	*Hypolimnas* *misippus* LINNAEUS ♀-f. *misippus* (Nymphalinae) R Arabuko-Sokoke-Wald, 40 km südl. v. Malindi, 50 m, 4.8.1984	*Hypolimnas* *misippus* LINNAEUS ♀-*f. inaria* (Nymphalinae) R Umgebung Tezo, 10 km nördl. v. Kilifi, 0 m, 7.8.1984
Danaus chrysippus L. f. *chrysippus* ♀ (Danainae) R Malindi, Norden, 0 m, 11.8.1977			

Abb. 8.59. Seltene Weibchenformen von *Papilio dardanus* und nicht ganz unähnliche Danainae und Acraeinae; zwei Formen von *Danaus chrysippus* (Vorbilder) und entsprechende Formen von *Hypolimnas misippus* ♀♀ (Batessche Nachahmer, s. OWEN 1971) und *Pseudacraea lucretia*: Die ♂♂ fügen sich in die Ähnlichkeitsgruppe der schwarz-weißen Falter ein, während die ♀♀ auch den seltenen *Papilio dardanus* ♀-formen ähnliche Formen ausbilden (Kenia, Küste).





9. Literatur

ALCOCK, J. 1965. The relative palatability of butterflies and the behavior of their avian predators. – Thesis, Amherst College, Mass., USA

– 1970. Punishment levels and the response of black-capped chickadees (*Parus atricapillus*) to three kinds of artificial seeds. – Anim. Behav. **18**: 592-599

ARNOLD, S. J. 1978. The evolution of a special class of modifiable behaviors in relation to environmental pattern. – Am. Nat. **112**: 415-427

AURIVILLIUS, C. 1910 in SEITZ 1925. Die Großschmetterlinge der Erde. 13. Band. Die afrikanischen Tagfalter. – Alfred Kernen. Stuttgart

AXELROD, R. & W. D. HAMILTON 1981. The evolution of cooperation. – Science (Wash., D.C.) **211**: 1390-1396

AVERY, M. L. 1983. Development and transmission of methiocarb-induced food aversions in captive house finches (*Carpodacus mexicanus*). – Ph. D. diss. University of California, Davis

– 1985. Applications of mimicry theory to bird damage control. – J. Wildl. Manage. **49**: 1116-1121

BATES, H. W. 1862. Contributions to an insect fauna of the Amazon Valley. Lepidoptera: Heliconiinae. – Trans. Linn. Soc. Lond. **23**: 495-566

– 1863. The Naturalist on the River Amazon. – London, Murray

BENSON, W. W. 1972. Natural selection for Mullerian mimicry in *Heliconius erato* in Costa Rica. – Science (Wash., D. C.) **176**: 936-939

– 1977. On the supposed spectrum between Batesian and Müllerian mimicry. – Evolution **31**: 454-455

BOBISUD, L. E. 1978. Optimal time of appearance of mimics. – Am. Nat. **112**: 962-965

BOBISUD, L. E. & C. J. POTRATZ 1976. One-trial versus multi-trial learning for a predator encountering a model-mimic system. – Am. Nat. **110**: 121-128

BOSCH, K. 1986. Angewandte Statistik. – Vieweg & Sohn. Braunschweig/Wiesbaden

BOWERS, M. D. 1980. Unpalatability as a defense strategy of *Euphydryas phaeton*. – Evolution **34**: 586-600

– & D. C. WIERNASZ 1979. Avian predation on the palatable butterfly, *Cercyonis pegala*. – Ecol. Ent. **4**: 205-209

BOYDEN, T. C. 1976. Butterfly palatability and mimicry: experiments with *Ameiva* lizards. – Evolution **30**: 73-81

BRODIE, E. D. ,JR. 1981. Phenological relationships of model and mimic salamanders. – Evolution **35**: 988-994

BROWER, J. V. Z. 1958a. Experimental studies of mimicry in some North American butterflies. Part I. The monarch, *Danaus plexippus*, and viceroy, *Limentitis archippus archippus*. – Evolution **12**: 32-47

– 1958b. Experimental studies of mimicry in some North American butterflies. Part II. *Battus philenor* and *Papilio troilus*, *P. polyxenes* and *P. glaucus*. – Evolution **12**: 123-136

– 1958c. Experimental studies of mimicry in some North American butterflies. Part III. *Danaus gilippus berenice* and *Limenitis archippus floridensis*. – Evolution **12**: 273-285

– 1960. Experimental studies of mimicry. IV. The reactions of starlings to different proportions of models and mimics. – Am. Nat. **94**: 271-282

BROWER, L. P. 1984. Chemical defences in butterflies. – Symp. R. Entomol. Soc. Lond. **11**: 109-134

– 1988a. Mimicry and the Evolutionary Process. Preface. – The American Naturalist, Suppl.:1-3. The University of Chicago Press. Chicago

– 1988b. Avian predation on the monarch butterfly and its implications for mimicry theorie. – The American Naturalist, Suppl.: 4-6. The University of Chicago Press. Chicago

– , J. A. ALCOCK & J. V. Z. BROWER 1971. Avian feeding behaviour and the selective advantage of incipient mimicry. 261-274 in R. Creed, ed. Ecological genetics and evolution: essays in honour of E. B. FORD. – Blackwell, Oxford

– & J. V. Z. BROWER 1962. Investigations into mimicry. – Nat. Hist. **71**(4): 8-19

– & – 1964. Birds, butterflies, and plant poisons: a study in ecological chemistry. – Zoologica (N.Y.) **49**: 137-159

– & – 1965. Experimental studies of mimicry. 8.Further investigations of honeybees (*Apis mellifera*) and their dronefly mimics (*Eristalis* spp.). – Am. Nat. **99**: 173-188

– & – 1972. Parallelism, convergence, divergence, and the new concept of advergence in the evolution of mimicry. – Trans. Conn. Acad. Arts Sci. **44**: 57-67

– , – & C. T. COLLINS 1963. Experimental studies on mimicry. 7. Relative palatability and Müllerian mimicry among neotropical butterflies of the subfamily Heliconiinae. – Zoologica, N.Y. **48**: 65-84

– , F. H. POUGH & H. R. MECK 1970. Theoretical investigations of automimicry. I. Single trial learning. – Proc. Natl. Acad. Sci. USA **66**: 1059-1066

BROWN, K. S. 1979. Ecologia geográfica e Evolução nas Florestas Neotropicais. – Universidade Estadual de Campinas. São Paulo

– 1981. The biology of *Heliconius* and related genera. A. Rev. Ent. **26**: 427-456

CARCASSON, R. H. 1960. The swallowtail butterflies of East Africa (Lepidoptera, Papilionidae). – Jl E. Africa nat. Hist. Soc. Suppl. **6**
– 1961. The *Acraea* butterflies of East Africa (Lepidoptera, Acraeinae). – Jl E. Africa nat. Hist. Soc. Suppl. **8**
– 1963. The milkweed butterflies of East Africa (Lepidoptera, Danainae). – Jl E. Africa nat. Hist. Soc. **24**: 19-32
CARPENTER, G. D. H. 1941. The relative frequency of beak-marks on butterflies of different edibility to birds. – Proc. zool. Soc. Lond. (A) **111**: 223-231
– 1942. Observations and experiments in Africa by the late C. F. M. SWYNNERTON on wild birds eating butterflies and the preference shown. – Proceedings of the Linnean Society of London, **154**: 10-46
CHAI, P. 1986. Field observations and feeding experiments on the responses of rufous-tailed jacamars (*Galbula ruficauda*) to free-flying butterflies in a tropical rainforest. – Biological Journal of the Linnean Society. London
– 1990. Predation and the flight, morphology, and temperature of Neotropical rain-forest butterflies. – The American Naturalist. **135**, 6: 748-765. The University of Chicago Press. Chicago
CHARLESWORTH, B. 1978. Some models of the evolution of altruistic behaviour between siblings. – J. Theor. Biol. **72**: 297-319
CLARKE, C. A. & P. M. SHEPPARD 1960. The evolution of mimicry in the butterfly *Papilio dardanus*. – Heredity **14**: 163-173
– & – 1971. Further studies on the genetics of the mimetic butterfly Papilio memnon. – Phil. Trans. R. Soc. (B) **263**: 35-70
– & – 1972. The genetics of the mimetic butterfly *Papilio polytes*. – Phil. Trans. R. Soc. (B) **263**: 431-458
– , – & I. W. B. THORNTON 1968: The genetics of the mimetic butterfly *Papilio memnon* L. – Phil. Trans. R. Soc. London (B) **254**: 37-89
COTT, H. B. 1940. Adaptive coloration in animals. – Methuen, London
– 1957. Adaptive coloration in animals. – Methuen, London. Reprinted with minor corrections; first published 1940
CZAPLICKI, J. A., D. E. BORREBACH & H. C. WILCOXON 1976. Stimulus generalization of illness-induced aversion to different intensities of colored water in Japanese quail. – Anim. Learning Behav. **4**: 45-48
D'ABRERA, B. 1980. Butterflies of the Afrotropical Region. – Lansdowne. East Melbourne
– 1981, 1984, 1987a, 1987b, 1988, 1994. Butterflies of the Neotropical Region. Part I-VI. – Lansdowne. East Melbourne & Hill House. Victoria. Australia
– 1982, 1985, 1986. Butterflies of the Oriental Region. Part I,II und III. – Hill House. Victoria. Australia
DAWKINS, R. & J. R. KREBS 1979. Arms races between and within species. – Proc. R. Soc. (B) **205**: 489-511
DEVRIES, P. J. 1987. The Butterflies of Costa Rica and Their Natural History. – Princeton: Princeton University Press
DILL, L. M. 1975. Calculated risk-taking by predators as a factor in Batesian mimicry. – Can. J. Zool. **53**: 1614-1621
DIXEY, F. A. 1909. On Müllerian mimicry and diaposematism. – Trans. ent. Soc. Lond. **1908**: 559-583
DUNCAN, C. J. & P. M. SHEPPARD 1965. Sensory discrimination and its role in the evolution of Batesian mimicry. – Behaviour **24**: 269-282
EDMUNDS, M. E. 1974a. Defence in animals. – Harlow, Essex
– 1974b. Significance of beak marks on butterfly wings. – Oikos **25**: 117-118
EHRLICH, P. R. & P. H. RAVEN 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. – Evolution **18**: 586-608
ELTRINGHAM, H. 1922. Monograph of the African species of the genus *Acraea*. – Trans. ent. Soc. Lond.
ENDLER, J. A. 1978. A predator's view of animal color patterns. – Evolut. Biol. **11**: 319-364
– 1986. Natural selection in the wild. – Princeton University Press, Princeton, N.J.
ESTABROOK, G. F. & D. C. JESPERSEN 1974. Strategy for a predator encountering a model-mimic system. – Am. Nat. **108**: 443-457
EVANS, D. L. & G. P. WALDBAUER 1982. Behavior of adult and naive birds when presented with a bumblebee and its mimic. – Z. Tierpsychol. **59**: 247-259
FISHER, R. A. 1930. The genetical theory of natural selection. – Oxford
– 1958. The genetical theory of natural selection, 2nd edition. – New York: Dover
FORD, E. B. 1945. Butterflies. London
– 1964. Ecological Genetics. – The Broadwater Press. Welwyn Garden City
FORSTER, W. & A. WOHLFAHRT 1954. Die Schmetterlinge Mitteleuropas. Bd.1: Biologie der Schmetterlinge – Franckh'sche Verlagshandlung. Stuttgart: 33-38
GILBERT, L. E. 1983. Coevolution and mimicry. 263-281 in D. J. FUTUYMA and M. SLATKIN, eds. Coevolution. – Sinauer, Sunderman. Mass.
GITTLEMAN, J. L., P. H. HARVEY & P. J. GREENWOOD 1980. The evolution of conspicuous coloration: some experiment in bad taste. – Animal Behavior, **28**: 897-899
GOODALE, M. A. & I. SNEDDON 1977. The effect of distastefulness of the model on the predation of artificial Batesian mimics. – Anim. Behav. **25**: 660-665
GRAFEN, A. 1985. A geometric view of relatedness. – Oxford Surv. Evol. Biol. **2**: 28-29

GUILFORD, T. 1988. The evolution of conspicuous coloration. – The American Naturalist, Suppl.: 7-21. The University of Chicago Press. Chicago

HAENSCH, R. 1909 in SEITZ 1924. Die Großschmetterlinge der Erde. 5. Band. Die amerikanischen Tagfalter. – Alfred Kernen. Stuttgart

HALDANE, J. B. S. 1955. Populations genetics. – Nature: New Biol. **18**: 34-51

HAMILTON, W. D. 1971. Geometry for the selfish herd. – J. theor. Biol. **31**: 295-311

HARVEY, P. H. 1983. Why some insects look pretty nasty. – New Sci. **97**: 26-27

– , J. J. BULL, M. PEMBERTON & R. J. PAXTON 1982. The evolution of aposematic coloration in distasteful prey: a family model. – American Naturalist, **119**: 710-719

HENSEL, J. L. & E. D., JR. BRODIE 1976. An experimental study of aposematic coloration in the salamander *Plethodon jordani*. – Copeia **1976**: 59-65

HOLLING, C. S. 1965. The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation. – Mem. Entomol. Soc. Can. **45**: 1-60

HOLZINGER, H. & R. 1994. *Heliconius* and related genera. – Sciences Nat. Venette

HUHEEY, J. E. 1961. Studies in warning coloration and mimicry. III. Evolution of müllerian mimicry. – Evolution **15**: 567-568

– 1964. Studies of warning coloration and mimicry. IV. A matematical model of model-mimic frequencies. – Ecology **45**: 185-188

– 1976. Studies of warning coloration and mimicry. VII. Evolutionary consequences of a Batesian-Müllerian spectrum: a model for Müllerian mimicry. – Evolution **30**: 86-93

– 1980a. The question of synchrony or "temporal sympatry" in mimicry. – Evolution **34**: 614-616

– 1980b. Batesian and Müllerian mimicry: semantic and substantive differences of opinion. – Evolution **34**: 1212-1215

– 1984. Warning coloration and mimicry. 257-297 in W. J. BELL and R. T. CARDÉ, eds. Chemical ecology of insects. – Chapman & Hall. London

– 1988. Mathematical models of mimicry. – The American Naturalist, Suppl.: 22-41. The University of Chicago Press. Chicago

JORDAN, K. 1909 in SEITZ 1927. Die Großschmetterlinge der Erde. 9. Band. Die indo-australischen Tagfalter. – Alfred Kernen. Stuttgart

KING, B., M. WOODCOCK & E. C. DICKINSON 1975. A Field Guide to the Birds of South-East Asia. – Collins. London

LAMAS, G. 1985. Los Papilionoidea (Lepidoptera) de la Zona Reservada de Tambopata, Madre de Dios, Perú. I: Papilionidae, Pieridae y Nymphalidae. – Revista Peruana de Entomología: 59-73. Lima

LARSEN, T. B. 1991. The Butterflies of Kenya and their natural history. – Oxford University Press. Oxford

LEA, R. G. & J. R. G. TURNER 1972. Experiments on mimicry. II.The effect of a Batesian mimic on its model. – Behaviour **38**: 131-151

LEIMAR, O., M. ENQUIST & B. SILLÉN-TULLBERG 1986. Evolutionary stability of aposematic coloration and prey unprofitablility: a theoretical analysis. – Am. Nat. **128**: 469-490

LORENZ, K. 1965. Über tierisches und menschliches Verhalten. Bd. I. – Piper. München

LUEDEMAN, J. K., F.R. MCMORRIS & D. D. WARNER 1981. Predators encountering a model-mimic system with alternative prey. – Am. Nat. **117**: 1040-1048

MALLET, J. 1986. Dispersal and gene flow in a butterfly with home range behaviour: *Heliconius erato* (Lepidoptera: Nymphalidae). – Oecologia (Berl.) **68**: 210-217

– & L. E. GILBERT 1995. Why are there so many mimicry rings? Correlations between habitat, behaviour and mimicry in *Heliconius* butterflies. – Biological Journal of the Linnean Society (London) **55**: 159-180

MARDEN, J. H. 1992. Newton's Second Law of Butterflies. – Natural History **1/92**

MARSH, N. A., C. A. CLARKE, M. ROTHSCHILD & D. N. KELLET 1977. *Hypolimnas bolina* a mimic of Danain butterflies, and its model *Euploea core* store cardioactive substances. – Nature **268**: 726-728

MARSHALL, G. A. K. 1908. On diaposematism, with reference to some limitations of the Müllerian hypothesis of mimicry. – Trans. ent. Soc. Lond. **1908**: 93-142

– & E. B. POULTON 1902. Five years' observations and experiments (1896-1901) on the bionomics of South African insects, chiefly ... mimicry and warning colours. – Trans. ent. Soc. Lond. **1902**: 287-584

MATTHEWS, E. G. 1977. Signal-based frequency-dependent defense strategies and the evolution of mimicry. – American Naturalist, **3**: 213-222

MCLAIN, D. K. 1984. Coevolution: Müllerian mimicry between a plant bug (Miridae) and a seed bug (Lygaeidae) and the relationship between host plant choice and unpalatability. – Oikos **43**: 143-148

MOSTLER, G. 1935. Beobachtungen zur Frage der Wespenmimikry. – Z. Morph. Ökol. Tiere **29**: 381-454

MUHLMANN, H. 1934. Modellversuch künstlich erzeugte Mimikry und ihre Bedeutung für den "Nachahmer". – Z. Morph. Ökol. Tiere **28**: 259-296

MULLER, F. 1878. Über die Vortheile der Mimicry bei Schmetterlingen. – Zoologischer Anzeiger **1**: 54-55

– 1879a. *Ituna* und *Thyridia*. Ein merkwürdiges Beispiel von Mimicry bei Schmetterlingen. – Kosmos **5**: 100-108
– 1879b. *Ituna* and *Thyridia*; a remarkable case of mimicry in butterflies. (R. Meldola, transl.) – Proc. Entomol. Soc. Lond. **1879**: 20-29
NUNNEY, L. 1985. Group selection, altruism, and structured-deme models. – Am. Nat. **126**: 212-230
NUR, U. 1970. Evolutionary rates of models and mimics in Batesian mimicry. – Am. Nat. **104**: 477-486
OWEN, D. F. 1971. Tropical butterflies. The ecology and behaviour of butterflies in the tropics with special reference to African species. – Clarendon Press. Oxford
– 1976. Animal ecology in tropical Africa. – Longman Group. London
OWEN, R. E. & A. R. G. OWEN 1984. Mathematical paradigms for mimicry: recurrent sampling. – J. Theor. Biol. **109**: 217-247
PAPAGEORGIS, C. 1975. Mimicry in Neotropical butterflies. – American Scientist **63**: 522-532
PASTEUR, G. 1972. Le mimétisme. – Presses Universitaires de France, Paris
– 1982. A classificatory review of mimicry systems. – Annu. Rev. Ecol. Syst. **13**: 169-199
PILECKI, C. & P. O'DONALD 1971. The effects of predation on artificial mimetic polymorphisms with perfect and imperfect mimics at varying frequencies. – Evolution **25**: 365-370
PINRATANA, A. 1977, 1983, 1979, 1981, 1985, 1988. Butterflies in Thailand. Vol. 1-6. – Viratham Press. Bangkok
PLATT, A. P., R. P. COPPINGER & L. P. BROWER 1971. Demonstration of the selective advantage of mimetic *Limenitis* butterflies presented to caged avian predators. – Evolution **25**: 692-701
POUGH, F. H. 1988. Mimicry of Vertebrates: Are the Rules different? – The American Naturalist, Suppl.: 67-102. The University of Chicago Press. Chicago
– & L. P. BROWER 1977. Predation by birds on great southern white butterflies as a function of palatability, sex and habitat. – Am. Midl. Nat. **98**: 50-58
– , –, H. R. MECK & S. R. KESELL 1973. Theoretical investigations of automimicry: multiple trial learning and the palatability spectrum. – Proc. Natl. Acad. Sci. USA **70**: 2261-2265
POULTON, E. B. 1887. The experimental proof of the protective value of colour and markings in insects in reference to their vertebrate enemies. – Proc. Zool. Soc. Lond. **1887**: 191-274
– 1890. The colours of animals, their meaning and use. – Kegan Paul, Trench, Trübner, London
QUELLER, D. C. 1984. Kin selection and frequency dependence: agame theoretic approach. – Biological Journal of the Linnean Society (London) **23**: 133-143
REMINGTON, J. E. & C. L. REMINGTON 1957. Mimicry, a test of evolutionary theory. – Yale Sci. Mag. **32**: 10-21
RETTENMEYER, C. W. 1970. Insect mimicry. – Annu. Rev. Entomol. **15**: 43-74
ROBBINS, R. K. 1981. The "false head" hypothesis: predation and wing pattern variation of lycaenid butterflies. – Am. Nat. **118**: 770-775
ROTHSCHILD, M. 1963. Is the buff ermine (*Spilosoma lutea* (Huf.)) a mimic of the white ermine (*Spilosoma lubricipeda* (L.))? – Proc. R. Entomol. Soc. Lond. **38**: 159-164
– 1971. Speculations about mimicry with Henry Ford. Pages 202-223 in R. Creed, ed. Ecological genetics and evolution: essays in honour of E. B. FORD. – Blackwell, Oxford
– 1972a. Colour and poisons in insect protection. – New Sci. **54**: 318-320
– 1972b. Secondary plant substances and warning colouration in insects. – Symp. R. ent. Soc. Lond. **6**: 59-83
– 1981a. The mimicrats must move with the times. – Biological Journal of the Linnean Society (London) **16**: 21-23
– 1981b. Mimicry, butterflies and plants. – Symb. Bot. Ups. **32**(4): 82-99
– , R. T. REICHSTEIN, J. VON EUW, R. T. APLIN & R. R. M. HARMAN 1970. Toxic Lepidoptera. – Toxicon **8**: 293-299
SARGENT, T. D. 1973. Studies on the *Catocala* of southern New England. IV. A preliminary analysis of beak-damaged specimens, with discussion of anomaly as a potential anti-predator function of hindwing diversity. – J. Lepid. Soc. **27**: 175-192
SBORDONI, V., L. BULLINI, G. SCARPELLI, S. FORESTIERO & M. RAMPINI 1979. Mimicry in the burnet moth *Zygaena ephialtes*: population studies and evidence of a Batesian-Müllerian situation. – Ecol. Entomol. **4**: 83-93
SCHULER, W. 1974. Die Schutzwirkung künstlicher Batesscher Mimikry abhängig von Modellähnlichkeit und Beuteangebot. – Z. Tierpsychol. **36**: 71-127
– 1980. Zum Meidenlernen ungenießbarer Beute bei Vögeln: Der Einfluß der Faktoren Umlernen, neue Alternativbeute und Ähnlichkeit der Alternativbeute. – Z. Tierpsychol. **54**: 105-243
– 1985. A predisposition of learning to avoid warningly coloured prey in young chicks. – Page 341(abstract) in Pro. 19th Ethological Conference, Université Paul Sabtier, Toulouse, France
– & E. HESSE 1985. On the function of warning coloration: a black and yellow pattern inhibits prey-attack by naive domestic chicks. – Behav. Ecol. Sociobiol. **16**: 249-255
SEITZ, A. 1924. Die Großschmetterlinge der Erde. 5. Band. Die amerikanischen Tagfalter. – Alfred Kernen. Stuttgart
– 1925. Die Großschmetterlinge der Erde. 13. Band. Die afrikanischen Tagfalter. – Alfred Kernen. Stuttgart
– 1927. Die Großschmetterlinge der Erde. 9. Band. Die indo-australischen Tagfalter. – Alfred Kernen. Stuttgart

– 1940. Die Großschmetterlinge der Erde. 6. Band. Die amerikanischen Spinner und Schwärmer. – Alfred Kernen. Stuttgart
SEXTON, O. J. 1964. Differential predation by the lizard, *Anolis carolinesis*, upon unicoloured and polycoloured insects after an interval of no contact. – Anim. Behav. **12**: 101-110
SHAPIRO, A. M. 1974. Beak-mark frequency as an index of seasonal predation intensity on common butterflies. – Am. Nat. **108**: 229-232
SHEPPARD, P. M. 1958. Natural selection and heredity. – Harpers, New York
– 1959. The evolution of mimicry: a problem in ecology and genetics. – Cold. Spring Harb. symp. Quant. Biol. **24**: 131-140
– 1961. Recent genetical work on polymorphic mimetic papilios. – Symp. R. Entomol. Soc. Lond. **1**: 20-29
– & J. R. G.TURNER 1977. The existence of Müllerian mimicry. – Evolution **31**: 452-453.
– , –, K. S. BROWN, W. W. BENSON & M. C. SINGER 1985. Genetics and the evolution of muellerian mimicry in *Heliconius* butterflies. – Philos. Trans. R. Soc. Lond. B, Biol. Sci. **308**: 433-607
SILBERGLIED, R. E. 1984. Visual Communication and Sexual Selection Among Butterflies. In R. I. Vane-Wright & Ackery,P.R. (Eds.). – The Biology of Butterflies: 207-223. New York: Academic Press
SILLÉN-TULLBERG, B. & E. H. BRYANT 1983. The evolution of aposematic coloration in distasteful prey: an indiviudal selection model. – Evolution **37**: 993-1000
SMITH, D. A. S. 1979. The significance of beak marks on the wings of an aposematic, distasteful and polymorphic butterfly. – Nature **281**: 215-216
SWYNNERTON, C. F. M. 1915a. A brief preliminary statement of a few of the results of five years'special testing on the theories of mimicry. – Proceedings of the Entomological Society of London, **I**: xxxii-xliv
– 1915b. Birds in relation to their prey. Experiments on wood-hoopoes, small hornbills, and a babbler. – Jl S. Afr. Orn. Un. **1915**: 22-108
TALBOT, G. 1939. Revisional Notes on the genus *Colotis* HÜBN. (Lepid. Pieridae). – Trans. R. ent. Soc. Lond. **88**
– 1944. A preliminary revision of the genus *Mylothris* HÜBN. (1819) (Lep. Rhop. Pieridae). – Trans. R. ent. Soc. Lond. **94**: 155-186
TURNER, J. R. G. 1975. A tale of two butterflies. – Natural History, **84**(2): 28-37
– 1977. Butterfly mimicry: the genetical evolution of an adaptation. – Evol. Biol. **10**: 163-206
– 1981. Adaption and evolution in *Heliconius*: a defense of neoDarwinism. – A. Rev. Ecol. Syst. **12**: 99-121
– 1984a. Mimicry: The Palatability Spectrum and its Consequences. In R. I. Vane-Wright & P. R. Ackery (Eds.). The Biology of Butterflies: 207-223. – New York: Academic Press
– 1984b. Darwin's coffin and Doctor Pangloss — do adaptationist models explain mimicry? 313-361 in B. Shorrocks, ed. Evolutionary ecology: the 23rd symposium of the British Ecological Society, Leeds, 1983. – Blackwell, Oxford
– 1988. The evolution of mimicry: a solution to the problem of punctuated equilibrium. – The American Naturalist, Suppl.: 42-66. The University of Chicago Press. Chicago
– , E. P. Kearney & L. S. Exton 1984. Mimicry and the Monte Carlo predator: the palatability spectrum and the origins of mimicry. – Biological Journal of the Linnean Societay (London) **23**: 247-268
VANE-WRIGHT, R. I., P. R. ACKERY & R. L. SMILES 1975. The distribution, polymorphism and mimicry of *Heliconius telesiphe* (Doubleday) and the species of *Podotricha* Michener (Lepidoptera: Heliconiinae). – Trans. R. ent. Soc. Lond. **126**: 611-636
VON EUW, J., T. REICHSTEIN & M. ROTHSCHILD 1968. Aristolochic acid in the swallowtail butterfly *Pachliopta aristolochiae*. – Israel J. chem. **6**: 659-670
WALDBAUER, G. P. 1988. Asynchrony between Batesian mimics and their models. – The American Naturalist, Suppl.: 103-121. The University of Chicago Press. Chicago
WALLACE, A. R. 1889. Darwinism. – Macmillan. London
WATT, W. B. 1968. Adaptive significance of pigment polymorphisms in *Colias* butterflies. 1. Variation of melanin pigment in relation to thermoregulation. – Evolution, Lancaster, Pa. **22**: 437-458
WICKLER, W. 1968. Mimikry. Nachahmung und Täuschung in der Natur. – Kindlers Universitäts Bibliothek. München
WIGGLESWORTH, V. B. 1964. The life of insects. – London
WILLIAMS, J. G. 1969. A Field Guide to the Butterflies of Africa. – Collins. London
– & N. ARLOTT 1980. A Field Guide to the Birds of East Africa. – Collins. London
WINDECKER, W. 1939. *Euchelia jacobaeae* und das Schutztrachtenproblem. – Z. Morph. Ökol. Tiere **35**: 84-139
YOUNG, A. M. 1972. A contribution to the biology of *Itaballia caesia* (Pierinae) in a Costa Rican mountain ravine. – Wasmann J. Biol. **30**: 43-70
ZÖFEL, P. 1985. Statistik in der Praxis. – Gustav Fischer. Stuttgart

Tab. 10.1. Durchschnittliche Häufigkeit des Flugrichtungswechsels pro Sekunde und der Fluggeschwindigkeit einiger, soweit feststellbar, nicht erschreckter bzw. balzender Falterarten **Thailands** (Khao Phra Thaew-Park, Phuket). *RW/s*: Mittelwert der Richtungswechsel pro Sekunde, S_{RW}: zugehörige Standardabweichung, n_{RW}: zugehöriger Stichprobenumfang, *SR/s*: Mittelwert der Fluggeschwindigkeit in Schritten (ca. 0,7 m) pro Sekunde, S_{SR}: zugehörige Standardabweichung, n_{SR}: zugehöriger Stichprobenumfang

Art	RW/s	S_{RW}	n_{RW}	SR/s	S_{SR}	n_{SR}
Atrophaneura coon	0,75	0,17	10	1,28	0,37	6
Papilio polytes ♀-form *polytes*	0,75	0,22	11	0,55	0,16	9
Pachliopta aristolochiae asteris	0,77	0,16	15	0,78	0,53	11
Cethosia penthesilea ♀	0,80	0,28	2			
Euploea spec.	0,88	0,70	9	1,38	0,92	5
Cethosia penthesilea ♂	1,50	0,60	8	2,67	0,53	6
Euthalia/Tanaecia spec. ♂ (dunkelbraun mit blauem bzw. grauem Band)	2,09	0,59	7	2,32	0,48	6
Polyura athamas	2,10	0,14	5	4,30	1,60	2
Leptosia nina	2,26	0,30	11	1,03	0,53	11
Graphium agamemnon	2,39	0,17	6	2,04	1,00	2
Papilio polytes ♂	2,40	0,30	7	3,11	1,67	4
Papilio nephelus	2,66	0,50	5	2,44	1,29	5
Mycalesis perseus/mineus	2,70	0,94	4	2,11	0,97	4
Papilio nephelus/helenus/iswara	2,73	0,44	21	2,94	1,18	13
Chersonesia spec.	2,76	0,57	5	1,54	0,40	3
Catopsilia scylla	2,78	0,45	5	2,60	1,90	4
Papilio memnon ♂	2,85	0,50	9	4,95	0,54	7
Eurema spec.	3,00	0,63	40	1,44	0,79	26
Papilio helenus	3,06	0,26				
Cyrestis themire	3,10	0,46	11			
Hebomoia glaucippe ♂	3,14	0,67	10	2,98	0,14	2
Lycaenidae (*Allotinus, Celastrina, Drupadia, Jamides, Miletus*)	3,36	0,50	19	1,67	1,00	6
Appias albina	3,47	0,85	5	4,34	2,96	4
Pareronia valeria lutescens ♂	3,52	0,18	3	6,25	2,58	3

Tab. 10.2. Durchschnittliche Häufigkeit der Richtungswechsel und Fluggeschwindigkeit einiger, soweit feststellbar, nicht erschreckter bzw. balzender Falter **Kenias**. *RW/s*: Mittelwert der Richtungswechsel pro Sekunde, S_{RW}: zugehörige Standardabweichung, n_{RW}: zugehöriger Stichprobenumfang, *SR/s*: Mittelwert der Fluggeschwindigkeit in Schritten (ca. 0,7 m) pro Sekunde, S_{SR}: zugehörige Standardabweichung, n_{SR}: zugehöriger Stichprobenumfang

Art	*RW/s*	S_{RW}	n_{RW}	*SR/s*	S_{SR}	n_{SR}
Acraea natalica natalica	0,46	0,08	7			
Acraea satis ♂	0,48	0,19	12			
Pseudacraea boisduvali trimeni	0,53	0,25	6			
Amauris niavius dominicanus	0,71	0,44	18	1,77	0,66	12
Hypolimnas deceptor	0,89	0,25	5			
Amauris ochlea ochlea	0,91	0,27	11			
Papilio dardanus tibullus ♀-f. *hippocoonides*	0,91	0,39	6			
Pseudacraea lucretia	0,94	0,05	3			
Mylothris agathina ♀	0,99	0,43	7	1,61	0,56	3
Papilio dardanus tibullus ♂	1,28	0,19	7	2,32	0,17	2
Mylothris agathina ♂	1,30	0,53	12	1,76	0,76	7
Mylothris yulei	1,37	0,34	6			
Belenois thysa ♀	2,10	0,65	7	2,34	1,35	2
Dixeia spilleri ♂	2,55	0,62	4			
Appias lasti ♀	2,57	0,36	3			
Colotis eucharis evarne ♀	2,89	0,48	3			
Appias lasti ♂	2,91	0,14	3			
Eurema senegalensis ♀	2,92	0,93	5			
Belenois thysa ♂	2,97	0,56	10	2,86	1,65	5
Colotis eucharis evarne ♂	2,99	0,31	11			
Eronia cleodora ♀	3,00	0,31	4			
Eronia cleodora ♂	3,23	0,06	3	3,74	0,18	2
Colotis auxo incretus ♂	3,46	0,32	8			
Colotis euippe	3,55	0,25	7			

Tab. 10.3. Durchschnittliche Häufigkeit des Flugrichtungswechsels pro Sekunde einiger, soweit feststellbar, nicht erschreckter bzw. balzender Falter **Ecuadors.** *RW/s*: Mittelwert der Richtungswechsel pro Sekunde, S_{RW}: zugehörige Standardabweichung, n_{RW}: zugehöriger Stichprobenumfang

Art	*RW/s*	S_{RW}	n_{RW}
Pereute callinice	0,48	0,09	10
Mechanitis isthmia (Pto. Napo, Provinz Napo)	0,58	0,24	5
Oleria zelica	0,64	0,25	5
Heliconius hecale	0,66	0,12	8
Dismorphia theucharila avonia f. *avonia*	0,70	0,24	10
Charonias eurytele	0,71	0,13	10
Dismorphia amphione ♂	0,76	0,15	8
Hypothyris lycaste antonia	0,78	0,26	28
Mechanitis lysimnia macrinus/ *Callithomia alex. beronilla* (Sto. Domingo)	0,78	0,11	12
Oleria modesta	0,79	0,18	13
Heliconius sara	0,82	0,05	7
Archonias tereas archidona f. *regillus*	0,83	0,14	10
Mechanitis polymnia chimborazona (Sto. Domingo)	0,83	0,12	3
Ithomia phanessa	0,84	0,31	12
Heliconius sapho	0,87	0,27	6
Dismorphia theucharila avonia f. *pallida*	0,93	0,19	11
Ithomia hyala	1,08	0,25	6
Colias dimera	2,01	0,41	11
Morphomima albipennaria	2,16	0,41	8
Argyrogramma sulphurea	2,19	0,38	10
Heliopetes chimbo (Sto. Domingo)	2,22	0,29	8
Leptophobia gonzaga	2,71	0,41	10
Euptychia hesionides	2,77	0,32	9
Leucochimona lagora (Sto. Domingo)	2,77	0,32	11
Leptophobia penthica	2,84	0,26	8
Eurema daira	2,86	0,48	12
Heliopetes laviana (Malacatos, Provinz Loja)	2,87	0,48	10
Lymanopoda nivea	2,99	0,39	18
Eurema albula (Sto. Domingo)	3,03	0,51	15
Tegosa flavida	3,06	0,59	16
Eurema xanthochlora	3,19	0,46	16
Arawacus togarna	3,63	0,45	11

Tab. 10.4. Anzahl der registrierten Falter des Khao Phra Thaew-Parks im Juli und August 1987 und im März 1988.
Die Vergleichswerte pro Beobachtungseinheit (N/BE, N = Individuenzahl, 1 BE = 30 min) erhält man, indem man die Zahlen der Beobachtungszonen A und B durch 11, der Zone C durch 10, der Zone D durch 9 und der Zone E durch 8 dividiert. Entsprechend sind die Zahlen der Beobachtungsperiode 87I durch 11, die der Perioden 87III,IV und V durch 10 und die der Perioden 87II und 88 durch 8 zu dividieren. Zur Definition der Zonen und Perioden s. Kap. 2.2 und 3.2.1.
Ähnliche Falter sind zu Gruppen zusammengefaßt (keine horizontale Trennlinien bei großer Ähnlichkeit im Flug, insbesondere wenn auch bei genauer Betrachtung die Unterscheidung schwierig blieb). War mitunter eine artliche Zuordnung der Falter nicht möglich, so ist ihre Anzahl nur bei den Summen mitberücksichtigt. Außerdem sind in der letzten Spalte die Zeilensummen (links ohne, rechts mit der Periode 88) angegeben. Bei der Aufgliederung der Zahlen in die einzelnen Zonen ist die Periode 88 wegen des beobachtungsfreien Zeitraumes zwischen 1987 und 1988 nicht erfaßt.

Anzahl der registrierten Falter des Khao Phra Thaew-Parks auf Phuket (Thailand) 1987/88 in der	Beobachtungszone					Beobachtungsperiode						Summe
Art	A	B	C	D	E	87I	II	III	IV	V	88	87/87+88
1) *Troides helena* LINNAEUS	1	0	8	1	3	9	1	1	2	0	2	13/15
2) *Troides amphrysus ruficollis* BUTLER	1	0	1	1	0	0	0	2	1	0	0	3/3
Summe 1-2	2	1	9	2	3	9	1	3	4	0	2	17/19
3) *Atrophaneura varuna varuna* WHITE	0	0	3	2	0	1	2	0	0	2	1	5/6
4) *Atrophaneura coon* FABRICIUS	10	7	18	11	16	11	7	11	15	18	2	62/64
5) *Pachliopta aristolochiae asteris* ROTHSCHILD	5	7	5	4	6	5	3	1	10	8	0	27/27
6) *Papilio polytes* LINNAEUS ♀-f. *polytes*	1	1	4	4	1	3	4	1	2	1	0	11/11
7) *Papilio memnon* LINNAEUS ♀-f. *distantianus* ROTHSCHILD	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1/1
8) *Papilio demoleus* LINNAEUS	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2/2
9) *Papilio demolion* CRAMER	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	2/2
10) *Graphium agamemnon* LINNAEUS	15	7	7	6	3	15	5	9	5	4	5	38/43
11) *Graphium sarpedon* LINNAEUS	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	3/3
12) *Polyura* spec.	0	2	4	1	0	1	4	1	1	0	0	7/7
13) *Papilio nephelus* BOISDUVAL	8	13	0	7	6	12	1	9	9	3	0	34/34
14) *Papilio helenus* LINNAEUS	3	3	0	2	4	4	0	1	4	3	0	12/12
15) *Papilio iswara* WHITE	1	1	0	1	2	1	0	2	1	1	0	5/5
Summe 13-15	49	80	58	82	165	103	42	106	99	84	19	434/453
16) *Papilio memnon* LINNAEUS ♂♂	6	15	3	14	19	7	3	18	13	16	4	57/61
17) *Pathysa antiphates itamputi* BUTLER	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	2/3
18) *Catopsilia pomona* FABRICIUS weißlich	2	5	4	1	5	2	5	1	6	3	3	17/20
19) *Catopsilia pomona* FABRICIUS kräftig gelb	6	7	0	5	8	5	2	2	4	13	0	26/26
Summe 17-19	11	15	4	8	13	11	9	3	11	17	10	51/61
20) *Catopsilia pyranthe* LINNAEUS	2	1	0	2	1	3	0	0	1	2	1	6/7
21) *Appias albina* BOISDUVAL	5	2	10	17	16	16	4	3	18	9	0	50/50
Summe 20-21	16	9	12	19	16	26	7	8	21	10	12	72/84
Summe 17-21	35	25	24	27	36	52	18	13	31	33	22	147/169
22) *Catopsilia scylla* LINNAEUS	5	0	0	0	0	0	1	2	2	0	0	5/5
23) *Cepora iudith* FABRICIUS	5	9	11	9	2	8	7	5	5	11	2	36/38
24) *Ixias pyrene* LINNAEUS	9	15	25	14	8	21	13	14	11	12	2	71/73
25) *Lamproptera meges* ZINKEN	0	3	1	3	0	0	0	3	3	1	0	7/7

Anzahl der registrierten Falter des Khao Phra Thaew-Parks auf Phuket (Thailand) 1987/88 in der	Beobachtungszone					Beobachtungsperiode						Summe
Art	A	B	C	D	E	87I	II	III	IV	V	88	87/87+88
26) *Danaus genutia* CRAMER	1	0	3	4	0	0	0	5	1	2	2	8/10
27) *Danaus melanippus* CRAMER	2	0	3	0	1	0	1	3	2	0	0	6/6
28) *Cethosia penthesilea* CRAMER ♀	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1/1
29) *Saletara liberia* CRAMER	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1/1
30) *Prioneris philomene* BOISDUVAL	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1/1
31) *Papilio polytes* LINNAEUS ♂	38	11	16	15	25	43	26	17	5	14	3	105/108
32) *Papilio palinurus* FABRICIUS	0	1	1	0	0	2	0	0	0	0	1	2/3
33) *Xanthotaenia busiris* WESTWOOD	0	1	2	1	0	0	1	1	2	0	0	4/4
34) *Cupha erymanthis* DRURY	2	20	5	6	7	18	5	5	10	2	1	40/41
35) *Cirrochroa orissa* FELDER	30	37	13	14	36	23	30	32	25	20	4	130/134
Summe 34-35	42	69	23	31	54	41	35	42	53	48	13	219/232
36) *Cirrochroa tyche* FELDER	1	3	1	1	0	0	2	3	0	1	2	6/8
37) *Cirrochroa emalea* GUÉRIN	1	3	2	4	6	3	0	0	6	7	0	16/16
38) *Appias nero* FABRICIUS	5	3	3	8	12	10	2	6	7	6	6	31/37
Summe 36-38	8	19	9	18	21	21	4	11	24	15	11	75/86
39) *Rhinopalpa polynice* CRAMER	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0/0
40) *Phalanta phalanta* DRURY	0	0	2	0	0	0	0	2	0	0	0	2/2
41) *Cyrestis themire* HONRATH	3	5	3	4	4	0	1	4	9	5	6	19/25
42) *Cethosia penthesilea* CRAMER ♂	0	4	2	7	4	2	1	2	5	7	0	17/17
43) *Episteme vetula* GEYER (vorwiegend) und ähnliche Agaristidae	0	2	0	1	1	0	0	0	3	1	2	4/6
44) *Tirumala limniace* CRAMER / *Tirumala septentrionis* BUTLER	1	1	1	2	0	0	1	1	2	1	0	5/5
45) *Parantica aglea* STOLL / *ageloides* FELDER	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1/1
46) *Parantica melaneus* CRAMER	3	0	3	0	1	1	3	1	1	1	0	7/7
Summe 45-46	4	3	3	1	3	2	3	1	5	3	0	14/14
47) *Ideopsis vulgaris* BUTLER	0	0	1	0	1	0	0	0	0	2	2	2/4
48) *Pareronia valeria lutescens* BUTLER ♀	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	2/2
49) *Dysphania* spec. (Geometridae)	1	2	1	0	0	0	1	1	0	2	0	4/4
50) *Pareronia anais* LESSON ♂	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1/1
51) *Pareronia valeria lutescens* BUTLER ♂	0	13	7	16	2	4	3	11	14	6	2	38/40
52) *Idea hypermnestra* WESTWOOD	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	2/2
53) *Euploea modesta* BUTLER	1	1	16	0	1	1	11	1	4	2	0	19/19
54) *Euploea sylvester* FABRICIUS	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0/0
55) *Euploea mulciber* CRAMER ♂	0	0	5	1	1	0	2	2	3	0	4	7/11
56) *Faunis canens* HÜBNER	1	0	3	1	0	0	0	0	3	2	2	5/7
57) *Elymnias penanga* WESTWOOD	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	2/2
58) *Euploea tulliolus* FABRICIUS	2	1	13	3	2	0	8	3	7	3	0	21/21
59) *Euploea leucostictos* GMELIN	0	0	24	1	1	1	8	1	16	0	1	26/27
60) *Euploea phaenareta* SCHALLER	2	1	1	0	0	0	0	2	0	2	0	4/4

Tab. 10.4. (Fortsetzung)

Anzahl der registrierten Falter des Khao Phra Thaew-Parks auf Phuket (Thailand) 1987/88 in der	Beobachtungszone					Beobachtungsperiode						Summe
Art	A	B	C	D	E	87I	II	III	IV	V	88	87/87+88
61) *Euploea mulciber* CRAMER ♀	2	5	9	9	8	3	3	4	8	15	0	33/33
62) *Euploea radamanthus* FABRICIUS ♂	0	0	1	0	1	0	2	0	0	0	0	2/2
63) *Euploea radamanthus* FABRICIUS ♀	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	2/2
64) *Euploea klugii* MOORE	2	0	2	0	0	0	1	0	3	0	0	4/4
65) *Euploea* spec. (keine Summe!)	10	15	1054	17	42	203	615	82	223	15	5	1138/1143
Euploea Gesamtsumme	19	24	1125	32	56	208	651	95	265	37	10	1256/1266
66) *Leptosia nina* FABRICIUS	49	60	16	23	51	41	53	36	38	31	1	199/200
67) *Hebomoia glaucippe* LINNAEUS ♂	8	5	1	3	1	3	4	5	4	2	0	18/18
68) *Eurema* spec.	132	90	94	74	145	118	84	123	114	96	45	535/580
69) *Gandaca harina* HORSFIELD	3	14	9	16	6	12	5	7	6	18	3	48/51
Summe 68-69	136	115	103	94	155	131	89	130	128	125	63	603/666
70) *Amathusia* spec.	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1/1
71) *Junonia iphita* CRAMER	7	10	0	0	0	8	3	1	3	2	8	17/25
72) *Junonia atlites* LINNAEUS	6	21	1	1	0	10	5	6	6	2	35	29/64
73) *Junonia lemonias* LINNAEUS	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	2/2
74) *Junonia hierta* FABRICIUS	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1/1
75) *Moduza procris* CRAMER	0	1	0	1	0	2	0	0	0	0	0	2/2
76) *Lebadea martha* FABRICIUS	2	9	5	14	2	1	5	10	11	5	1	32/33
77) *Parthenos sylvia* CRAMER	38	60	12	15	6	35	17	27	29	23	24	131/155
78) *Ariadne ariadne* LINNAEUS	2	1	0	5	0	1	1	3	1	2	1	8/9
79) *Vindula* spec.	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1/1
80) *Paduca fasciata* FELDER	0	43	7	1	8	37	4	10	6	2	169	59/228
81) *Phalanta alcippe* CRAMER	1	4	3	3	1	3	2	2	3	2	0	12/12
82) *Chersonesia risa* DOUBLEDAY / *intermedia* MARTIN / *rahria* MOORE	2	18	8	5	0	10	1	3	11	8	0	33/33
83) *Pantoporia hordonia* STOLL / *sandaka* BUTLER / *paraka* BUTLER	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1/1
84) *Lasippa heliodore* FABR. / *tiga* MOORE	0	2	4	8	3	0	0	4	8	5	0	17/17
85) *Neptis miah* MOORE	0	0	0	1	1	0	0	0	2	0	0	2/2
Summe 83-85	0	5	9	19	5	2	1	5	24	6	0	38/38
86) *Athyma nefte* CRAMER	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	3/3
Summe 81-86	4	45	39	33	12	21	17	25	39	31	1	133/134
87) Falter der Gattungen *Euthalia* und *Tanaecia* mit brauner Grundfarbe*	4	15	5	6	16	5	3	13	14	11	1	46/47
88) *Tanaecia julii* LESSON ♂	1	0	0	0	4	0	0	0	1	4	0	5/5
89) *Tanaecia lepidea* BUTLER ♂	0	6	4	1	2	0	0	7	5	1	0	13/13
Tanaecia lepidea BUTLER ♀	2	5	1	8	5	0	0	8	7	6	3	21/24
Summe 89 (♂♂ und ♀♀)	2	11	8	10	7	0	0	15	15	8	4	38/42

Tab. 10.4. (Fortsetzung)

Anzahl der registrierten Falter des Khao Phra Thaew-Parks auf Phuket (Thailand) 1987/88 in der	Beobachtungszone					Beobachtungsperiode						Summe
Art	A	B	C	D	E	87I	II	III	IV	V	88	87/87+88
90) *Tanaecia cocytus* BUTLER ♂	0	3	3	12	9	0	0	1	8	18	1	27/28
Tanaecia cocytus BUTLER ♀	0	0	0	1	3	0	0	0	1	3	0	4/4
Summe 90 (♂♂ und ♀♀)	1	3	3	13	19	0	0	1	9	29	1	39/40
91) Falter der Gattungen *Euthalia* und *Tanaecia* mit blauem bzw. (silber-) grauem Band; auch Summe 88-90*	10	26	24	26	42	15	9	32	27	45	6	128/134
92) *Euthalia monina* FABRICIUS ♂	0	1	0	0	6	0	0	0	3	4	0	7/7
93) *Dophla evelina* STOLL	0	2	1	0	0	0	1	1	1	0	0	3/3
94) *Bassarona dunya* DOUBLEDAY	1	0	3	1	7	0	0	2	6	4	0	12/12
95) *Lexias dirtea* FABRICIUS ♀	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0	3/3
96) *Lexias pardalis* MOORE ♀	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1/1
97) *Lexias dirtea* ♂ / *Lexias pardalis* ♂	0	0	1	0	4	0	0	1	4	0	0	5/5
Falter, die zu 92-97 gehören	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	2/2
98) *Athyma kanwa* MOORE	1	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0	2/2
99) schwarz-weiße Falter der Gattungen *Neptis*, *Athyma* und *Phaedyma*	5	6	12	4	8	4	4	9	11	7	5	35/40
100) *Zeuxidia amethysta* BUTLER ♀	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1/1
101) dunkelbraune Hesperiidae	2	10	5	4	2	2	3	1	4	13	1	23/24
102) *Ancistroides nigrita* LATREILLE	5	7	13	17	2	0	0	15	14	15	0	44/44
Summe 101-102	8	18	18	22	8	2	3	17	19	33	4	74/78
103) blaue Lycaenidae	9	4	5	12	8	18	12	1	0	7	31	38/69
104) Hesperiidae oder Lycaenidae	0	0	0	0	4	0	0	0	0	4	0	4/4
105) orange/rotbraune Lycaenidae	3	1	2	2	3	4	0	0	3	4	1	11/12
106) blaue/violette *Arhopala* spec.	2	0	2	4	12	2	1	8	4	5	5	20/25
107) schwarz-weiße *Miletus* spec.	1	28	1	3	3	0	3	2	18	13	0	36/36
108) *Drupadia* spec.	0	2	6	3	1	3	2	1	0	6	1	12/13
109) *Curetis* spec.	1	2	5	3	3	2	2	4	0	6	10	14/24
Summe 103-109	30	66	49	56	88	39	34	77	70	69	137	289/426
110) *Melanitis* spec.	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1/1
111) braune Satyrinae, vorwiegend *Mycalesis* spec.	140	37	34	26	44	32	36	64	91	58	9	281/290
112) *Ypthima* spec.	25	8	17	14	7	1	8	11	20	31	32	71/103
113) *Elymnias obnubila* MARSHALL & DE NICÉVILLE	1	0	0	0	2	0	1	0	1	1	0	3/3
114) *Erites argentina* BUTLER	0	0	2	0	0	0	0	0	2	0	0	2/2
115) dunkle Falter	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	2	1/3
116) *Zemeros flegyas* CRAMER	1	1	3	7	2	2	2	6	2	2	0	14/14
117) Riodininae (Summe, incl. 116)	1	1	4	9	2	2	3	7	3	2	0	17/17

* zu 87) und 91):
Bei den Faltern handelt es sich um die Arten *Tanaecia pelea* FABRICIUS, *Tanaecia godartii* GRAY, *Tanaecia iapis* GODART, *Tanaecia julii* LESSON, *Tanaecia lepidea* BUTLER, *Tanaecia cocytus* FABRICIUS, *Euthalia monina* FABRICIUS und *Euthalia alpheda* GODART.
Bei einigen Arten sind die ♀♀ der Gruppe Nr. 87, die ♂♂ Nr. 91 zuzuordnen.

11. Index der in der Arbeit erwähnten Arten

Die Arten und Unterarten der Rhopalocera sind systematisch bei den entsprechenden Gattungen, Unterfamilien und Familien eingeordnet. Innerhalb dieser systematischen Kategorien erfolgte die Anordnung der Namen der leichteren Auffindbarkeit wegen alphabetisch. Die für die Arbeit bedeutsamen Unterfamilien der Rhopalocera sind eigens erwähnt, wenn ihre Unterscheidung für die Untersuchungen relevant war. Die Gattungen und Arten der restlichen Unterfamilien wie auch die übrigen Familien der Lepidoptera sind – soweit erwähnt bzw. vorhanden – jeweils am Schluß der Gruppen zusammengefaßt. Die wissenschaftlichen Namen von Pflanzen und anderen Tieren sind gegen Ende des Indexes zu finden.

Die angegebenen Zahlen verweisen auf die Seiten. Ist die Art abgebildet, so ist die Nummer der Abbildung fettgedruckt angegeben.

Lepidoptera, Rhopalocera

restliche Familien der Lepidoptera

andere Tiere

Pflanzen







SPIXIANA

Zeitschrift für Zoologie

Systematik braucht Partner

Gerhard Haszprunar
Axel Hausmann
Erich Diller, An Ly Yao Kluge & Klaus Schönitzer
Manfred Sommerer
Hermann Schleich

Catalog and bibliography of Neotropical and Mexican Chironomidae

(Insecta, Diptera)

Martin Spies & Friedrich Reiss

SPIXIANA • Supplement 22 • München, 01. November 1996 • ISSN 0177-7424 • ISBN 3-931516-12-1

SPIXIANA

ZEITSCHRIFT FÜR ZOOLOGIE

herausgegeben von der

ZOOLOGISCHEN STAATSSAMMLUNG MÜNCHEN

SPIXIANA bringt Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Zoologischen Systematik mit Schwerpunkten in Morphologie, Phylogenie, Tiergeographie und Ökologie. Manuskripte werden in Deutsch, Englisch oder Französisch angenommen. Pro Jahr erscheint ein Band zu drei Heften. Umfangreiche Beiträge können in Supplementbänden herausgegeben werden.

SPIXIANA publishes original papers on Zoological Systematics, with emphasis on Morphology, Phylogeny, Zoogeography and Ecology. Manuscripts will be accepted in German, English or French. A volume of three issues will be published annually. Extensive contributions may be edited in supplement volumes.

Redaktion – Editor-in-chief
M. BAEHR

Fotoarbeiten: M. MÜLLER
Einbandgestaltung: Architekturbüro H.-J. SCHMIDT-SCHICKETANZ und Partner Dipl. Ing. Jan LEWERENZ
Grundriß und Schnitt der Zoologischen Staatssammlung

Manuskripte, Korrekturen und Besprechungsexemplare sind zu senden an die

Manuscripts, galley proofs, commentaries and review copies of books should be addressed to

Redaktion SPIXIANA
ZOOLOGISCHE STAATSSAMMLUNG MÜNCHEN
Münchhausenstraße 21, D-81247 München
Tel. (089) 8107-0 – Fax (089) 8107-300

SPIXIANA – Journal of Zoology
published by
The State Zoological Collections München

Die Deutsche Bibliothek - CIP-Einheitsaufnahme

[Spixiana / Supplement]
Spixiana : Zeitschrift für Zoologie / hrsg. von der Zoologischen Staatssammlung, München.
Supplement. - München : Pfeil
Früher Schriftenreihe
ISSN 0177-7424

22. Systematik braucht Partner. - 1996

Systematik braucht Partner / Gerhard Haszprunar ... Catalog and bibliography of Neotropical and Mexican Chironomidae (Insecta, Diptera / Martin Spies & Friedrich Reiss. - München : Pfeil, 1996
(Spixiana : Supplement ; 22)
ISBN 3-931516-12-1
NE: Haszprunar, Gerhard; Spies, Martin: Catalog and bibliography of Neotropical and Mexican Chironomidae (Insecta, Diptera); Reiss, Friedrich: Catalog and bibliography of Neotropical and Mexican Chironomidae (Insecta, Diptera)

ISSN 0177-7424 – ISBN 3-931516-12-1

Printed in Germany

Verlag Dr. Friedrich Pfeil, P.O. Box 65 00 86, D-81214 München, Germany
Tel. (089) 74 28 270 – Fax (089) 72 42 772 – E-Mail: 100417.1722@compuserve.com

Systematik braucht Partner

Zur Namenspatenaktion der Zoologischen Staatssammlung München

Die Erschließung der Biosphaere, die Erfassung und Dokumentation der lebenden Organismenarten, ist angesichts der weltweiten massiven Beeinträchtigung und Zerstörung der natürlichen Lebensräume ein vordringliches Ziel unserer Zeit. Während allerdings die "Systematic Agenda 2000" in den USA bereits jedem Politiker und auch der breiten Öffentlichkeit vertraut sind, hat Europa und hier insbesonders Deutschland noch einen erheblichen Nachholbedarf. Denn eines haben die Pilotprojekte und Abschätzungsstudien des Gesamtproblems bereits zweifelsfrei gezeigt: Die Systematik allein mit ihren durch jahrzehntelange Ausdünnung und Beschneidung so stark verkleinerten Personal- und Finanzresourcen wird diese Aufgabe ohne Hilfe von außen nicht bewältigen können. Die "Systematic Agenda 2000" braucht Partner.

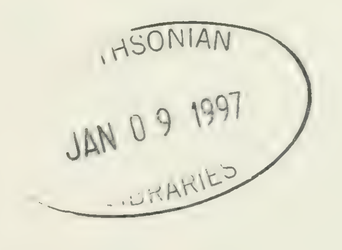
Die Zoologische Staatssammlung München (ZSM) hat sich als staatliches Forschungsinstitut der zoologischen Systematik dieser Aufforderung zur Partnersuche konkret gestellt. Zweifellos will der Partner für seine Zuwendung auch etwas geboten bekommen – und wir haben etwas zu bieten! Die Vergabe von Sponsoren-Namen für neubeschriebene Arten, das Festschreiben eines Artnamens gegen Geld, mag manchen Kollegen als etwas Ehrenrühriges erscheinen – ich halte diese Aktion im Gegenteil für notwendig, ja überfällig. Übrigens sind viele der klassischen Artnamen in durchaus vergleichbarer Weise zustandegekommen, nämlich als Dank und Anerkennung für die Förderung systematischer Arbeiten im weitesten Sinn.

Selbstverständlich behalten sich sowohl die ZSM als auch die (stets auf freiwilliger Basis) beteiligten Wissenschaftler ein Vetorecht gegenüber den Namensvorschlägen vor, um Mißbrauch etwa für politische Zwecke auszuschließen. Die Übernahme und Verwaltung der eingegangenen Spenden durch den satzungsgebundenen Freundesverein unseres Hauses garantiert die 100 %ige Verwendung der Mittel für die Belange der zoologischen Systematik, sei es nun ein Literatur- oder Sammlungsankauf, ein Zuschuß zu einer Forschungsreise, oder die Finanzierung eines dringend benötigten Gerätes. Ich halte es auch der Politik gegenüber auf Dauer schlicht nicht vertretbar, einerseits (zwar durchaus berechtigt) ständig Zuschüsse zu beantragen, zugleich aber konkrete Versuche des Sponsoring zu verurteilen oder mit Häme zu belegen.

Die nunmehr knapp einjährige Praxis dieses Versuchs hat gezeigt, das die Medien (im Gegensatz zu manchen Fachkollegen) auf unser Angebot sehr positiv, teilweise sogar mit Enthusiasmus reagiert haben. Mehrfache Ausstrahlungen im Rundfunk und zahlreiche Artikel in den Zeitungen haben weit über das konkrete Angebot hinaus auch die grundlegenden Probleme und Anliegen der biologischen Systematik an sich sehr werbewirksam in der deutschen Öffentlichkeit verbreitet.

Dieser Sonderband enthält die ersten Arbeiten, die im Rahmen der Aktion "Namenspaten" gelaufen sind. Sie erfüllen unsere Zusage gegenüber den bisherigen Paten und sollen dem zukünftigen Partner als Beleg eines seriösen Angebots dienen. Wenn sie darüber hinaus die Fachkollegen zur Nachahmung anregen, so ist das mehr, als wir erwarten dürfen.

München, den 1. Oktober 1996
Prof. Dr. Gerhard Haszprunar, Direktor der ZSM



SPIXIANA	Supplement 22	3-10	München, 01.11.1996	ISSN 0177-7424	ISBN 3-931516-12-1

Zwei neue Geometridenarten aus Vorderasien

(Insecta, Lepidoptera, Geometridae)

Von **Axel Hausmann**

Hausmann, A. (1996): Two new geometrid species from the Middle East (Insecta, Lepidoptera, Geometridae). – Spixiana Suppl. **22:** 3-10

Glossotrophia orbeorum, spec. nov. from N. Iran (Geometridae, Sterrhinae), and *Phaselia joestleinae*, spec. nov. from S. Turkey (Geometridae, Ennominae) are newly described. For comparison the male genitalia of the related species *Glossotrophia asiatica* Brandt, 1938, *Glossotrophia chalcographata* Brandt, 1938, and *Phaselia deliciosaria* (Lederer, 1855) are figured.

Dr. Axel Hausmann, Zoologische Staatssammlung, Münchhausenstraße 21, D-81247 München, Germany.

Einleitung

In einer mehrteiligen Publikation veröffentlichte der Autor in den letzten Jahren eine Revision der Gattung *Glossotrophia* (Hausmann 1993a, b, 1994). In Ergänzung dazu soll im folgenden eine bisher unbekannte neue Art aus dem Iran beschrieben werden. Im Rahmen eines Projektes zur Erforschung der Geometridenfauna der Levante wurden bedeutende Teile des Sammlungsmateriales der ZSM nachbestimmt, wobei mehrere Exemplare der Gattung *Phaselia* keiner bekannten Art zugeordnet werden konnten. Auch diese soll im vorliegenden Artikel benannt und beschrieben werden.

Glossotrophia orbeorum, spec. nov.

Abb. 1, 2

Typen. Holotypus: ♂, Persia sept., Elburs mts. c.s., Tacht i Suleiman, Särdab Tal (Vandarban), 2500-2700 m, 14.-18.VII.1937, leg. Pfeiffer & Forster, coll. ZSM, Gen.prp. G 1970. - Paratypen: 3 ♀♀, id.

Beschreibung

Maße und äußere Strukturmerkmale. Vorderflügellänge 14.0-14.5 mm (♂♀). Saugrüssel sehr lang (ca. 10 mm). ♂ Fühler bewimpert, Wimperlänge ca. doppelte Geißelbreite. Fühler des ♀ spärlich und kurz bewimpert. Palpen schlank, bräunlich beschuppt, Länge ca. 1.5facher Augendurchmesser. Hintertibie des ♂ sporenlos (Verhältnis Tibia:Tarsus 3.0:3.7 mm), die des ♀ mit zwei Sporen.

Färbung und Zeichnung. Flügelgrundfärbung weißlich, mit wenigen dunkelbraunen Schuppen übersät; Querlinien dunkelbraun. Auf dem Vorderflügel die Antemediane deutlich, an Costa und Innenwinkel zu Randflecken verbreitert. Medianlinie ebenfalls deutlich, aber etwas verschwommen, oft mit gelblichen Schuppen, an der Costa zu einem Vorderrandpunkt verbreitert, Verlauf gezackt, oft mit der Antemedianlinie anastomosierend. Postmediane scharf und deutlich, stark gezähnt, an der Costa zu einem dunklem Vorderrandpunkt verbreitert. Saumschatten deutlich, im Bereich der Medianadern auffällig unterbrochen. Distal des Saumschattens vor der Terminallinie noch eine stets in Einzelpunkte aufgelöste Punktreihe.

1



2

Abb. 1–2. *Glossotrophia orbeorum*, spec. nov., N. Iran. 1. ♂ Holotypus, Vorderflügellänge 14.0 mm (Foto: M. Müller). 2. ♀ Paratypus, Vorderflügellänge 14.5 mm (Zeichnung: R. Kühbandner).

Abb. 3, 4. *Phaselia joestleinae*, spec. nov., S. Türkei. 3. ♂ Holotypus, Vorderflügellänge 15.2 mm (Foto: M. Müller). 4. ♀ Paratypus, Vorderflügellänge 17.3 mm (Zeichnung: R. Kühbandner).

Hinterflügel mit jeweils breit diffus dunkelbraun angelegter Antemedian- und Postmedianlinie. Letztere stark nach innen vorspringend und den Mittelpunkt berührend. Unterbrechung des Saumschattens wie im Vorderflügel. Flügelunterseite gelblich glänzend, gezähnte Postmediane auf allen Flügeln durchscheinend. Stirn braun, nach unten hin etwas heller werdend; Scheitel beige.

♂ Genitalapparat (Abb. 5). Wie bei fast allen Arten der Gattung *Glossotrophia* finden sich geeignete spezifische Differentialmerkmale lediglich in der Struktur des 8. Sternits: Lateralfortsätze (Cerata) symmetrisch, halblang, nur wenig länger als der caudale Chitinlappen (Mappa). Basalzapfen vergleichsweise lang, schmal und spitz.

♀ Genitalapparat (Abb. 8). Ostium Bursae caudal leicht rundlich eingebuchtet. Chitinisierung der Lamella antevaginalis sowie Bedornung des Corpus Bursae ohne konstante Differentialmerkmale zu den meisten anderen Arten des Subgenus *Glossotrophia*.

Ethymologie. Diese Art ist dem Ehepaar Lore & Gernot Orbe, München, gewidmet, in Dankbarkeit für deren tatkräftige Unterstützung der systematisch-zoologischen Forschung an der ZSM, wodurch u.a. auch der Druck der beiden Erstbeschreibungen in der vorliegenden Form ermöglicht wurde.

Differentialdiagnose

Die neue Art ist in die Untergattung *Glossotrophia* einzureihen. *Glossotrophia asiatica* Brandt, 1938, unterscheidet sich durch schmalere Vorderflügel, viel gelblichere Zeichnung, geraderen Linienverlauf, sowie durch die (polymorphe) Struktur des 8. Sternits beim ♂, dessen Merkmalsmuster in etwa demjenigen bei *Glossotrophia diffinaria* Prout, 1913, entspricht (vgl. Abb. 6). *Glossotrophia chalcographata* Brandt, 1938, unterscheidet sich durch geringere Größe, hellere, schärfere, jedoch weniger kontrastreiche Linienzeichnung; ♂ Hintertibie mit einem Sporn; 8. Sternit asymmetrisch und bisher keine Genitalvariante mit beiderseits halblangen Cerata bekannt (vgl. Abb. 7). Eine weitere Population aus dem Nord-Iran (Elburs, Derbend) ist spezifisch verschieden durch schmalere Vorderflügel, spitzeren Vorderflügel-Apex, Flügeloberseite viel stärker mit dunkelgrauen Schuppen übersät, dadurch weniger kontrastreich gezeichnet, Zeichnungselemente ineinander verschwommen, Linienverlauf gerader, auf der Unterseite die Postmediane nicht durchscheinend, 8. Sternit mit längeren Cerata, der linke Arm bisweilen verkürzt. Habituell entsprechen diese zuletzt beschriebenen nordiranischen Populationen in etwa der Originalabbildung von "*Glossotrophia falsaria* sensu Herrich-Schäffer, [1852], fig. 463" (loc. typ. Elisabethpol, Transkaukasus). Der Name "*falsaria*" ist jedoch für die vorderasiatischen Populationen nicht verfügbar (vgl. Hausmann 1993). Die betreffende Art wird zu einem späteren Zeitpunkt beschrieben.

Phaselia joestleinae, spec. nov.

Abb. 3, 4

Phaselia serrularia Vardikian, 1985 (partim: ♀): Atlas Gen. App. Geom. Armen.: 128, fig. 4; err. det. nec Eversmann, 1847

Typen. Holotypus: ♂, S. Türkei, Adana, 5.55, leg. Friedel, coll. ZSM, Gen.präp. G 5214. - Paratypen: 2♀♀, id.; 2♂♂, 3♀♀, id., coll. M. Sommerer, München.

Beschreibung

Maße und äußere Strukturmerkmale. Vorderflügellänge 15.2 mm (♂), bzw. 16.5-17.3 mm (♀). ♂ und ♀ Fühler lang doppelkammzahnig, längste Kammzähne beim ♂ ca. 1.5 mm, beim ♀ ca. 1.0 mm. Palpen kurz und gedrungen, Länge ca. 3/4 Augendurchmesser.

Färbung und Zeichnung. Grundfärbung der Vorderflügel silbriggrau, der Hinterflügel schmutzig weiß. Vorderflügel: Wurzelfeld braun; Antemediane schwarz, vergleichsweise breit und scharf, knapp unterhalb der Analader stark, etwas darüber ein zweites Mal sehr stark nach außen vorspringend und sehr nahe der Flügelwurzel in die Vorderflügelcosta mündend; Mittelfeld breit, vergleichsweise sehr hell (silbrig weiß), nur gegen die Postmediane hin hellbraun; Postmediane schwarz, relativ breit, doppelt S-förmig geschwungen, ohne Zähnung, distal von einer schmalen hellbraunen Linie begleitet; im Saumfeld lediglich ein kräftiger schwarzer Pfeilfleck im Innenwinkel. Auf dem Hinterflügel die schwarze Postmediane auf der ganzen Länge deutlich sichtbar, beiderseits breit und diffus bräunlichgrau eingefaßt; Postme-



Abb. 5-8. Genitalapparate, Skala = 1 mm. 5. ♂ Genitalapparat mit 8. Sternit von *Glossotrophia orbeorum*, spec. nov., Holotypus. 6. ♂ 8. Sternit von *Glossotrophia asiatica* Brandt, 1938, Paratypus, S. Iran. 7. ♂ 8. Sternit von *Glossotrophia chalcographata* Brandt, 1938, Paratypus, S. Iran. 8. ♀ Genitalapparat von *Glossotrophia orbeorum*, spec. nov., Paratypus.

diane der Hinterflügel von der CuA2-Ader an stark zum Innenwinkel hin geknickt. Basalschatten der Postmediane auf der Unterseite aller Flügel außerordentlich stark hervortretend. Stirn beige, anliegend beschuppt, Scheitel mit abstehenden beigen und braunen Schuppen.

♂ Genitalapparat (Abb. 9). Juxta rundlich, basal nur leicht konkav; Costalrand der Valve relativ schwach chitinisiert, schwach bedornt; Ventralteil der Valve unbedornt, lediglich mit einigen stärkeren Borsten besetzt; Aedoeagus mit langem kräftigem Cornutus, im 90°-Winkel gebogen und deutlich über den Aedoeagusrand hinausragend; keine weiteren Cornuti.

♀ Genitalapparat (Abb. 11). Lamella antevaginalis oval, querstehend; Chitinverstärkung am Ostium Bursae schmal und lang, ebenfalls querstehend; Oberer Teil des Corpus Bursae ("Ductus Bursae") längsgefaltet und sich nach unten hin trichterförmig verjüngend; Corpus Bursae schmal und länglich; Signum Bursae sternförmig, jedoch relativ klein und schwach chitinisiert.

Bemerkungen. Der abgebildete Genitalapparat eines armenischen ♀ in Vardikyan (1985: 128, fig. 4) stimmt sehr gut mit demjenigen der vorliegenden neuen Art überein.

Verbreitung. S. Türkei, Armenien

Ethymologie. Diese Art ist Frau Beate Jöstlein, Lenting, gewidmet. Frau Jöstlein gebührt herzlichster Dank für die Förderung der laufenden systematischen Studien an der ZSM.

Differentialdiagnose

Die neue Art ist von allen bisher bekannten Arten der Gattung *Phaselia* habituell verschieden durch die tief gezackte Antemediane des Vorderflügels, die wurzelnahe Mündung der Antemedianen in die Vorderflügelcosta, die sehr deutlich ausgebildete Postmediane der Hinterflügel, deren beiderseitige dunkle Einfassung und den starken Knick an CuA2 zum Innenwinkel hin, sowie den auf der Unterseite aller Flügel außerordentlich stark hervortretenden Basalschatten der Postmedianen. Genitaliter leicht von allen anderen Arten der Gattung zu trennen durch das völlige Fehlen von Dornen auf der Valve, den sehr langen, im 90°-Winkel gebogenen Cornutus im Aedoeagus sowie durch das Fehlen eines zweiten Cornutus.

Der Artenkomplex *Phaselia serrularia* (Eversmann, 1847), *Phaselia kasyi* Wiltshire, 1966 und *Phaselia narynaria* Oberthür, 1913 ist habituell deutlich verschieden: z.B. Saumfeld auf der ganzen Länge mit dunklen Zähnen. Die sympatrisch mit *Phaselia joestleinae* fliegende *Phaselia deliciosaria* (Lederer, 1855) unterscheidet sich durch die braune, etwas gezackte Postmediane der Vorderflügel, Hinterflügel-Postmediane schon an der CuA1-Ader leicht auswärts gebogen, Genitalapparat vgl. Abb. 10. *Phaselia erika* Ebert, 1965, habituell unterschieden durch die weniger silbrige Vorderflügelfärbung; im ♀ Genital Corpus Bursae breit, Ostium Bursae lateral in Form zweier Kegel stark chitinisiert. *Phaselia algiricaria* Oberthür, 1913, verschieden durch 2-3 Pfeilflecke in Vorderflügel-Innenwinkel, den etwas gezackten Verlauf der Postmedianen, die v.a. an der Costa deutlich einwärts geknickt ist; im ♂ Genital Costalfortsatz und Ventralteil der Valven mit relativ schwachen Dornen besetzt; Cornutus sehr kurz; Juxta wie bei der neuen Art rundlich. Auch für *Phaselia algirica relicta* Turati, 1930, aus der Cyrenaica (spezifisch verschieden von *Phaselia algiricaria*?) gelten die o.g. allgemeinen Differentialmerkmale gegenüber der neuen Art, lediglich die Antemediane scheint bei den Cyrenaica-Populationen relativ tief gezackt zu sein. Fühlerkammzähne bei allen Arten - mit Ausnahme des *Phaselia serrularia*-Artenkomplexes - stets deutlich kürzer als bei der neuen Art.

Bemerkungen. Vergleiche die partiellen Revisionen der Gattung in Wehrli (1941), Ebert (1965) und Viidalepp (1988).

Zusammenfassung

Glossotrophia orbeorum, spec. nov. aus dem Nord-Iran (Geometridae, Sterrhinae), und *Phaselia joestleinae*, spec. nov. aus der Süd-Türkei (Geometridae, Ennominae) werden beschrieben. Die Genitalien der nah verwandten Arten *Glossotrophia asiatica* Brandt, 1938, *Glossotrophia chalcographata* Brandt, 1938, und *Phaselia deliciosaria* (Lederer, 1855) werden abgebildet.

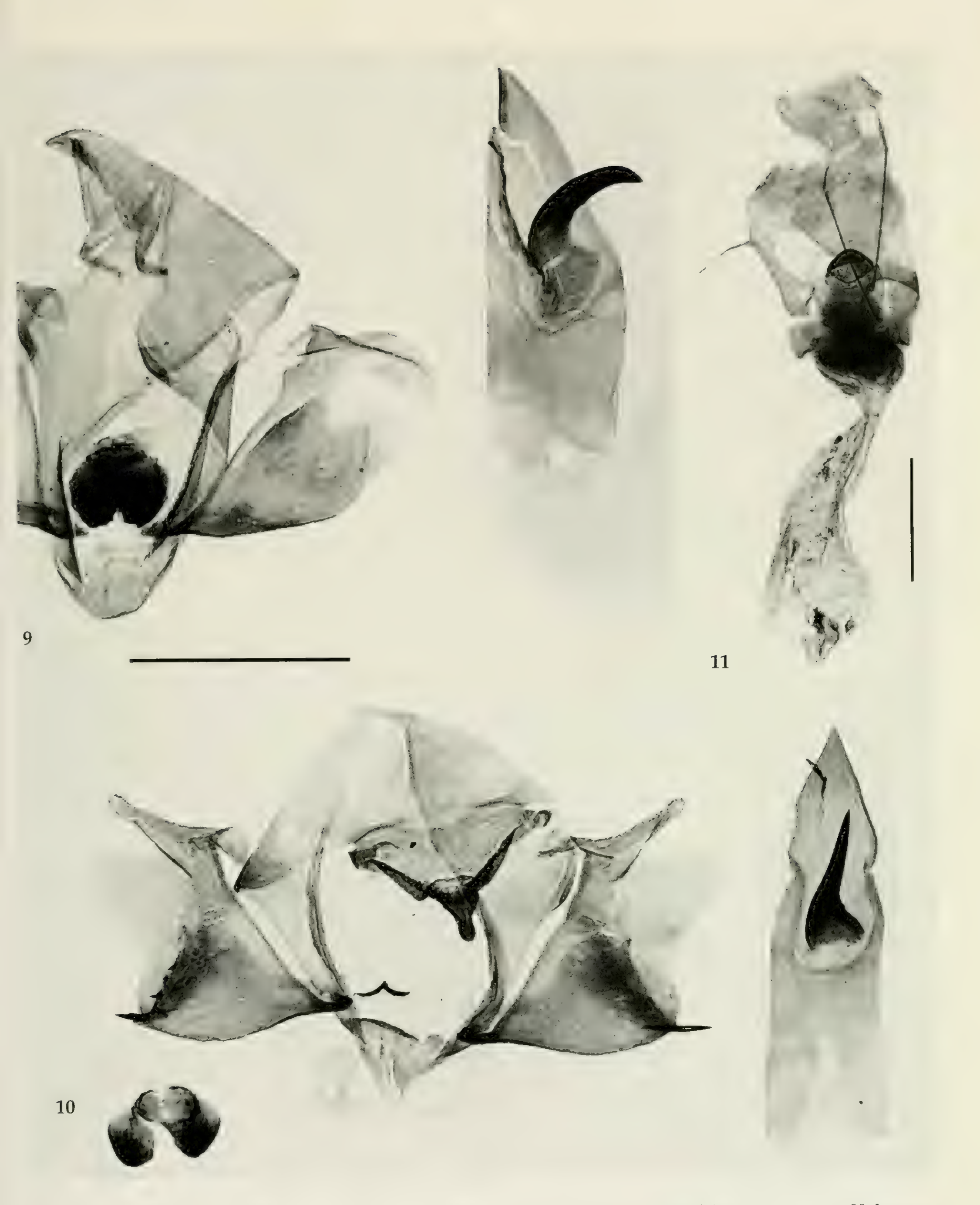


Abb. 9-11. Genitalapparate, Skala = 1 mm. 9. ♂ Genitalapparat von *Phaselia joestleinae*, spec. nov., Holotypus. 10. ♂ Genitalapparat von *Phaselia deliciosaria* (Lederer, 1855), S. Türkei. 11. ♀ Genitalapparat von *Phaselia joestleinae*, spec. nov., Paratypus.

Literatur

Ebert, G. 1965. Afghanische Geometriden (Lep.) I. - Stuttg. Beitr. Naturk. **142**: 1-32

Hausmann, A. 1993a. Der Aussagewert struktureller Unterschiede des 8. Sternits. Beitrag zur Systematik der italienischen Vertreter der Gattung *Glossotrophia* Prout, 1913 (Lepidoptera, Geometridae). - Atalanta **24**: 265-297

– – 1993b. Zweiter Beitrag zur Taxonomie und Systematik der Gattung *Glossotrophia* Prout, 1913 (Lepidoptera: Geometridae, Sterrhinae). - Mitt. Münchn. Ent. Ges. **83**: 77-107

– – 1994. Dritter Beitrag zur Revision der Gattung *Glossotrophia* Prout, 1913 nebst Beschreibung zweier neuer Gattungen (Lepidoptera: Geometridae, Sterrhinae). - Nota lepidopterologica **17** (1): 195-211

Vardikian, S. A. 1985. Atlas of the genitalia male and female (Geometridae, Lepidoptera; Fauna Armenia). - Akad. Nauk. Arm. Inst. Zool. Eriwan, 135pp.

Viidalepp, J. 1988. Geometridae fauna of the Central Asian mountains. - Nauka Moskow 1988: 1-240

Wehrli, E. 1941. Geometrinae. in Seitz, A. [1939-1954]: Die GrossSchmetterlinge der Erde, Suppl. 4. - Verlag A. Kernen, Stuttgart

SPIXIANA	Supplement 22	11-14	München, 01.11.1996	ISSN 0177-7424	ISBN 3-931516-12-1

Eine neue Art der Gattung *Hemidromodes* Prout, 1916 aus Tansania

(Insecta, Lepidoptera, Geometridae, Geometrinae)

Von **Axel Hausmann**

Hausmann, A. (1996): A new species of the genus *Hemidromodes* Prout, 1916 from Tansania (Insecta, Lepidoptera, Geometridae, Geometrinae). – Spixiana Suppl. **22:** 11-14

Hemidromodes kossnerae, spec. nov. from N. Tansania is newly described and compared with the other species of the genus. Some apparently plesiomorphic features suggest that this is perhaps a fairly "old" species in phylogenesis.

Dr. Axel Hausmann, Zoologische Staatssammlung, Münchhausenstraße 21, D-81247 München, Germany.

Einleitung

Im Rahmen einer umfangreichen Studie des Autors über die Geometriden Vorderasiens (Hausmann 1996) wurde Vergleichsmaterial verwandter Arten aus der äthiopischen Region untersucht. In den Sammlungsbeständen der Zoologischen Staatssammlung München (ZSM) fand sich hierbei eine recht auffällige neue Art aus der Unterfamilie Geometrinae, die im folgenden beschrieben wird.

Hemidromodes kossnerae, spec. nov.

Abb. 1, 2

Typen. Holotypus: ♂, [N. Tansania], "Tanganjika", Mbugwe, Manyara-See, 18.XI.1959, leg. Popp, coll. ZSM, Gen.präp. G 7234. - Paratypus: 1♂, id.

Beschreibung

Maße und äußere Strukturmerkmale (♂). Vorderflügellänge 9.0 bzw. 9.2 mm; Vorderflügelgeäder mit freien Adern Sc und R1; R1 subterminal unter dem Zellapex entspringend; R2-R5 und M1 kurz gestielt; Gabelung von R3 und R4 unmittelbar im Flügelapex; CuA1 subterminal unter dem unteren Zellwinkel entspringend; Hinterflügelgeäder mit Anastomose der Adern Sc+R1 und Rs, Länge der Anastomose ca. $^1/_4$ bis $^1/_3$ der Zellänge; Rs und M1 lang gestielt, Stiel länger als der freie Rest der Radiale; CuA1 und M3 sehr kurz gestielt; Fühlerlänge 3.7 mm; Fühler doppelt gekämmt, im letzten Drittel einfach, längste Fühlerkammzähne im basalen Drittel, Länge 0.35-0.40 mm; Saugrüssel fehlend; Palpenendglied schlank, Palpenlänge 0.7-0.8 mm (=0.9facher Augendurchmesser); Tibia stark verdickt, mit 4 Sporen, die distalen Sporen ziemlich kurz, Verhältnis Tibia:Tarsus 2.3:1.5 mm; Frenulum (♂) vorhanden, doch etwas schwach.

Färbung und Zeichnung. Grundfärbung aller Flügel einfarbig dunkel saftgrün, Fransen ebenso. Auf dem Vorderflügel Medianlinie und Postmediane weiß, scharf, geradlinig, beide parallel zum Flügelsaum, daher gegen den Vorderflügelinnenrand etwas geneigt; Postmediane unmittelbar am Innenrand und an der Costa leicht wurzelwärts geknickt. Medianlinie und Postmediane recht nah aneinander stehend; im Saumfeld eine nur sehr schwach angedeutete helle Saumlinie. Im Hinterflügel lediglich die Postmediane erkennbar, leicht gebogen und parallel zum Flügelrand. Flügelunterseite aller Flügel grasgrün mit deutlich

1

2

Abb. 1, 2. *Hemidromodes kossnerae*, spec. nov. ♂ Holotypus, Vorderflügellänge 7.2 mm. 1. Foto (M. Müller). 2. Zeichnung (R. Kuhbandner).

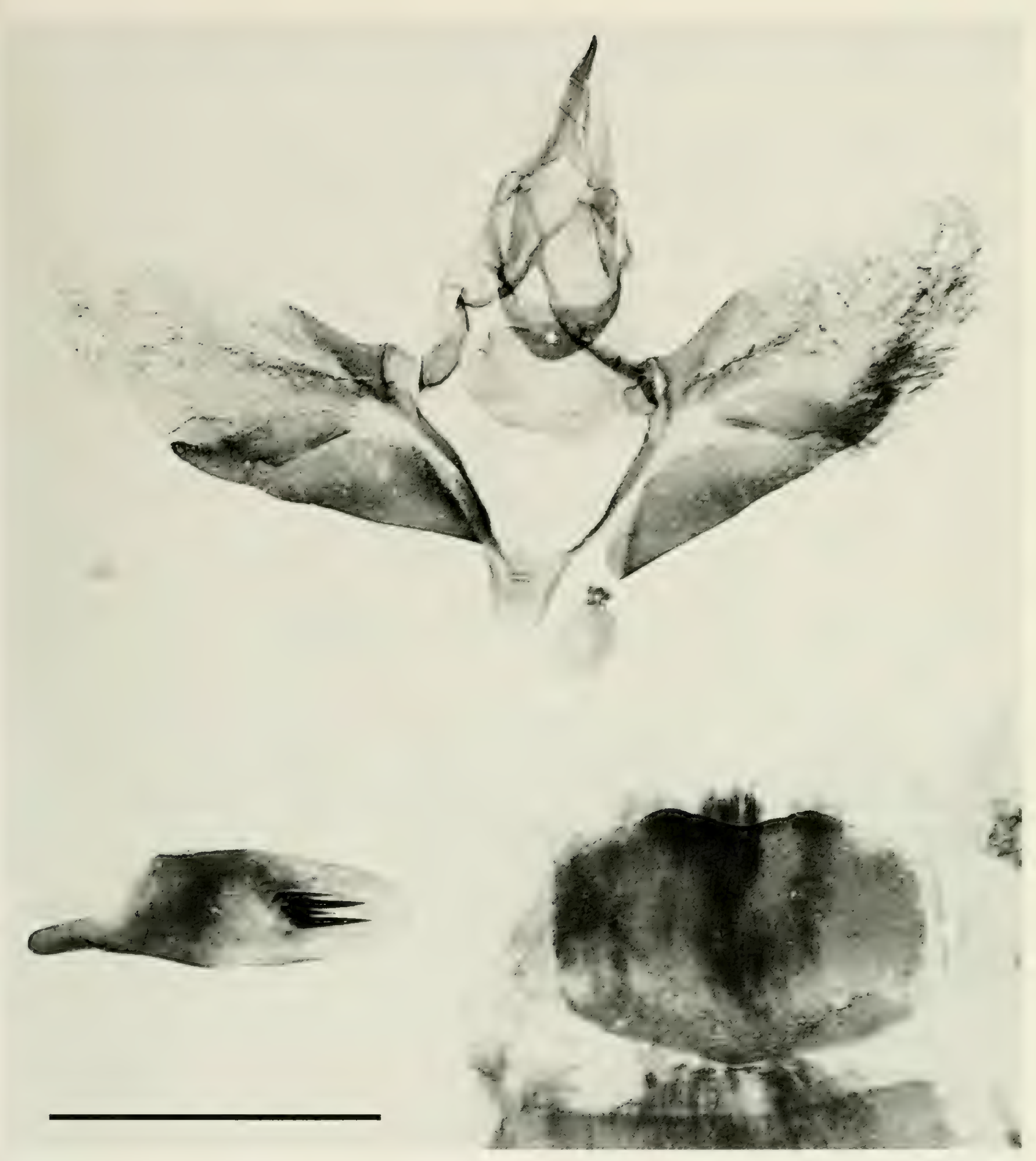


Abb. 3. *Hemidromodes kossnerae*, spec. nov. Paratypus, Genitalapparat des ♂ mit 8. Sternit. Skala = 1 mm.

weiß hervortretenden Postmedianlinien (keine Antemediane!), distal davon die Adern hell markiert. Stirn und Palpen einfarbig beige, Scheitel etwas heller. Fühlerschaft oberseits grünlich beschuppt, Fühlerkammzähne hellbraun.

♂ Genitalapparat (Abb. 3). Uncus lang; Socii mittelbreit, Länge ca. 1/5 Uncuslänge; Chitinisierung der Transtilla in Form eines querliegenden Rechtecks; Valvenbasis einfach, ohne caudal gerichteten Horn-Fortsatz; Sacculusfortsatz ("Harpe") kurz, fingerförmig, beim Holotypus etwas mehr zugespitzt als im Genitalpräparat des Paratypus (Abb. 3); Aedoeagus sehr breit, mit zwei langen und zwei kürzeren Cornuti; Oralrand des 8. Sternits gerundet, Caudalrand mit zwei flachen Erhebungen.

♀ Genitalapparat. Unbekannt.

Ethymologie. Diese Art ist der kürzlich verstorbenen Frau Margot Kossner, München, gewidmet, die in diesen Monaten ihren 67. Geburtstag gefeiert hätte. Dem Ehepaar Kossner ist die ZSM zu tiefem Dank für die Unterstützung zoologischer Forschungsarbeiten verpflichtet.

Differentialdiagnose

Die Arten der nah verwandten Gattung *Syndromodes* Warren, 1897, sind im Genital der neuen Art nicht unähnlich, unterscheiden sich jedoch durch vorhandenen Saugrüssel, nicht verdickte Hintertibien des ♂ (außer bei *Syndromodes oedocnemis* Prout, 1922), Vorderflügeläderung mit Anastomose Sc und R1, R2-R5 und M1 nicht gestielt, Hinterflügeläderung mit nur kurz gestielter Rs und M1, sowie durch die viel breiteren Vorderflügel. Die ebenfalls nah verwandte Art *Tropicollesis albiceris* Prout, 1930 (Genotype) unterscheidet sich z.B. durch vorhandenen Saugrüssel, kürzere Fühlerkammzähne, spitze Caudalfortätze am 8. Sternit und die völlig verschiedene Flügelfärbung und -zeichnung, kommt in den sonstigen Strukturmerkmalen der neuen Art jedoch recht nahe (vgl. Fletcher 1978). Nach eingehenderer Untersuchung könnte ein erweitertes Gattungskonzept u.U. sowohl *Hemidromodes* als auch *Tropicollesis* in einer monophyletischen Einheit zusammenfassen.

In den meisten Strukturmerkmalen, z.B. der verdickten Hintertibia des ♂, der Aedoeagusform, den kräftigen Cornuti, der gesamten Flügeläderung, dem fehlenden Saugrüssel stimmt die neue Art perfekt mit der Gattung *Hemidromodes* überein. Lediglich der fehlende Basalfortsatz der Valve trennt sie klar von allen anderen bisher bekannten Arten der Gattung, nämlich *Hemidromodes robusta* (Prout, 1913) aus NO. Afrika, *Hemidromodes sabulifera* Prout, 1922 von der arabischen Halbinsel bis W. Indien und *Hemidromodes unicolorata* Hausmann, 1996 aus Kenia. Ein solcher Basalfortsatz der Valve fehlt im Außengruppenvergleich bei allen näher verwandten Gattungen der Tribus Microloxiini, er ist daher bei *Hemidromodes* als apomorphes Merkmal, dessen Fehlen bei *Hemidromodes kossnerae*, spec. nov. als plesiomorphes Merkmal zu werten. Die neue Art ist in der Struktur des Sacculusfortsatzes, der Transtilla und des Caudalrandes des 8. Sternits ebenfalls spezifisch von den anderen *Hemidromodes*-Arten verschieden, wobei es sich auch hier vermutlich um Plesiomorphien handelt, zumal ähnliche Strukturen bei anderen Microloxiini-Genera zu finden sind. Auch die im Vergleich mit den anderen *Hemidromodes*-Arten längeren Fühler und Palpen sind als plesiomorphe Merkmale zu werten (vgl. Hausmann 1996, Prout 1930: 38). *Hemidromodes unicolorata* und *Hemidromodes robusta* unterscheiden sich habituell durch das weitgehende Fehlen von hellen Querlinien auf den Flügeln; Postmedianlinien bei *H. sabulifera* deutlich gewellt, die Flügelfärbung sandfarben, bisweilen etwas rötlich oder blaßgrün, im Osten des Verbreitungsgebietes weißlich.

Zusammenfassung

Eine neue Geometridenart aus N. Tansania wird unter dem Namen *Hemidromodes kossnerae*, spec. nov., beschrieben und mit den anderen Arten der Gattung verglichen. Einige mutmaßlich plesiomorphe Merkmale lassen vermuten, daß es sich hier um eine phylogenetisch recht "alte" Art handelt.

Literatur

Fletcher, D. S. 1978. Geometridae (Lepidoptera) collected by Dr. J. Szunyoghy in Tanzania. - Acta Zool. Acad. Sci. Hung. **24** (1/2): 41-105

Hausmann, A. 1996. The Morphology of the Geometrid Moths of the Levant and its Neighbouring Countries (Part I: Orthostixinae-Geometrinae). – Nota lepidopterologica **19(1/2)** (im Druck)

Prout, L. B. 1930. Die spannerartigen Nachtfalter (Fauna Africana). In: Seitz, Groß-Schmetterlinge der Erde, Bd. **16**. – Verlag A. Kernen, Stuttgart

SPIXIANA	Supplement 22	15-22	München, 01.11.1996	ISSN 0177-7424	ISBN 3-931516-12-1

Zur Verbreitung der Gattung *Stenodontus* Berthoumieu, 1896, nebst Beschreibung einer neuen Art

(Insecta, Hymenoptera, Ichneumonidae, Ichneumoninae, Phaeogenini)

von **Erich Diller, An Ly Yao Kluge & Klaus Schönitzer**

Diller, E., An Ly Yao Kluge & K. Schönitzer (1996): On the distribution of the genus *Stenodontus* Berthoumieu, 1896, with description of a new species (Insecta, Hymenoptera, Ichneumonidae, Ichneumoninae, Phaeogenini). – Spixiana Suppl. **22:** 15-22

A new species, *Stenodontus regieri,* spec. nov., belonging to the Phaeogenini, subtribe Stenodontina, from Taiwan, China, India, and Nepal is described. The genus *Stenodontus* Berthoumieu, 1896, is recorded new for the Oriental region.

Erich Diller, Dr. An Ly Yao Kluge, PD Dr. Klaus Schönitzer, Zoologische Staatssammlung, Münchhausenstraße 21, D-81247 München, Germany.

Einleitung

Bis heute sind aus der Holarktis lediglich sechs Arten der Gattung *Stenodontus* nachweisbar (Diller 1993a, b). Aus der orientalischen Region wurde die Gattung noch nicht nachgewiesen. So haben Townes et al. (1961, 1965) wie auch Gupta (1987) keinen Hinweis auf das Vorkommen dieser Gattung in der orientalischen Region vermerkt. Lediglich Tosquinet hat 1903 aus Java die Art *Gnathoxys rufigaster* beschrieben. *Gnathoxys* Wesmael, [1845], ist jedoch präokkupiert durch *Gnathoxys* Westwood, 1842, und der richtige Name für die Gattung wäre daher *Stenodontus,* wie Berthoumieu (1896) feststellte. Es dürfte aber sehr fraglich sein (Townes et al. 1961, Gupta 1987), ob die Stellung der von Tosquinet beschriebenen Art in der Gattung *Stenodontus* korrekt ist. Nach schriftlicher Aussage von Dr. Paul Dessart (Brüssel), befindet sich der Typus nicht im Institut royal des Sciences naturelles de Belgique. Somit ist der Typus derzeit als verschollen zu betrachten, und die Art kann nicht geklärt werden. Die Autoren schließen sich jedoch der Meinung von Townes und Gupta an, nach der es unwahrscheinlich ist, daß die von Tosquinet beschriebene Art in die Gattung *Stenodontus* gehört. Dies läßt zusätzlich auch die Originalbeschreibung vermuten.

Das für die Bearbeitung vorliegende Material stammt aus der Townes Collection Gainesville (American Entomological Institute) und aus der Canadian Collection Ottawa (CNCI).

Der Author von *Stenodontus regieri* spec. nov. ist Diller, 1996.

Methodik

Die rasterelektronenmikroskopischen Aufnahmen wurden an unbesputtertem genadeltem Material gemacht (Philips XL-20, Bechleunigungsspannung 1,5 kV, Bildspeicher: Average 4, slow scan 2, Videoprints). Die Nadeln wurden mit Leit-C-Plast an einem Objekttischchen befestigt. Näheres zur Technik siehe Selfa und Schönitzer (1994).

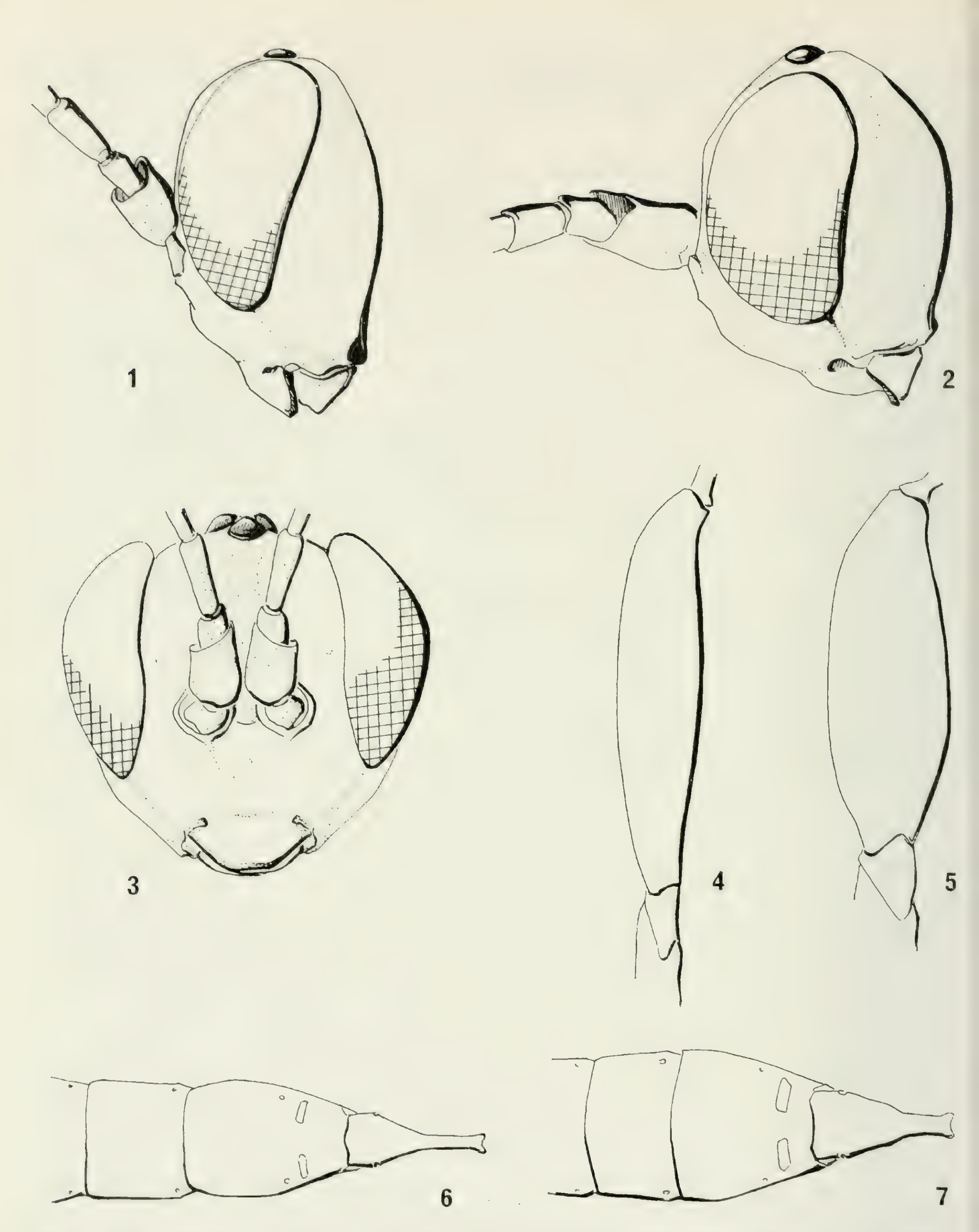


Abb. 1-7. 1. *Stenodontus regieri*, spec. nov., ♀ Paratypus, Kopf lateral. 2. *Stenodontus marginellus* Grav., ♀, Kopf lateral. 3. *Stenodontus regieri*, spec. nov., ♀ Paratypus, Kopf frontal. 4. *Stenodontus regieri*, spec. nov., ♀ Paratypus, Hinterfemur. 5. *Stenodontus marginellus* Grav., ♀, Hinterfemur. 6. *Stenodontus regieri*, spec. nov., ♀ Paratypus, Basalsegmente des Abdomens. 7. *Stenodontus marginellus* Grav., ♀, Basalsegmente des Abdomens.

Stenodontus regieri, spec. nov.
(Abb. 1, 3, 4, 6, 8, 10, 12, 14, 16, 18, 20)

Typen. Holotypus: 1♀, Meifeng. Taiwan 2150 m V-3-83 Henry Townes (coll. Townes). - Paratypen: 1♀, Shaowu Hsien Fukien TCMaa 1200-1500 M IV-6.9. 1943 (coll. Townes); 1♀, Garhwal Himalaya Bhyundar 8000' 29.VI 1965 Coll. Persad No. P6 (coll. Townes); 1♀, 28°00'N.85°00'E. Mal. tr. 7,9900' 21-27 May 1967 Can. Nepal Exped. (coll. CNCI); 1♀, 27°58'N. 85°00'E Nepal, 11,100 ft. 16-22 May 1967 Can. Nepal Exped. (coll. CNCI); 1♂, India: H. P. Nay Kanda 2750 m 13.X.1971 M. Gupta No M158 (coll. Townes); 1♂, Simla Hill Nay Kanda 2750 m 11.X.1971 Kamath No K328 (coll. Townes).

Beschreibung

♀. Körperlänge: 6.2-8.0 mm.

Kopf. Glatt und glänzend, mit schwacher Punktierung auf der Supraclypealarea. Frons mit dichteren und tieferen Punkten. Facialorbitae, Schläfen und Vertex mit weitläufiger, schwacher Punktierung. Die schwach aufgewölbte Supraclypealarea ist durch eine deutliche, tiefe, sehr schmale Einkerbung vom Clypeus abgesetzt (Abb. 12). Clypeus glänzend, mit sehr wenigen, seichten Punkten (Abb. 10). Der Endrand des Clypeus ist deutlich durch eine flache Rinne vom restlichen Clypeus abgesetzt (Abb. 3). Die Größe der Clypealfovea ist normal ausgeprägt (Abb. 3, 10). Der Mallarraum ist durch eine dünne Rille schwach eingekerbt (Abb. 12). Er ist etwas schmaler als die Breite der Mandibelbasis. Mandibulae einzähnig. Genal- und Oralcarinae treffen sich an der Mandibelbasis (Abb. 1).

Flagella. 22-25 Glieder. Die basalen Fühlerglieder sind schlank und wesentlich länger als breit, sie werden gegen die Mitte kürzer und breiter (Abb. 1, 3, 8) und im Enddrittel sind sie etwa so breit wie lang. Im Enddrittel sind die Glieder ventral manchmal etwas abgeflacht. Ab dem zweiten Fühlerglied treten zumeist nur wenige Sinnesleisten auf, jedoch können etwa nach dem Basaldrittel mehrere Leisten vorhanden sein. Ventral fehlen sie etwa ab dem siebten Fühlerglied.

Thorax. Glatt und glänzend, mit unterschiedlich dichter und tiefer Punktierung. Die Unterschiede treten bei den einzelnen Exemplaren besonders auf dem Mesosternum auf. Die Punktierung fehlt auf dem Speculum, zumeist großräumig auch auf dem unteren Teil des Pronotums; das Collaris ist leicht rauh chagriniert. Das Scutellum hat nur vereinzelte Punkte. Die Notauli können an der Basis des Mesoscutums punktförmig schwach angedeutet sein, in der Regel fehlen sie jedoch gänzlich. Die Sternauli sind im Basaldrittel des Mesopleurums eingedrückt. Auf dem apikalen Ventralteil des Mesopleurums können einige schwache Quercarinulae vorhanden sein.

Propodeum. Glatt und glänzend, mit unterschiedlich tiefer und dichter Punktierung; diese Unterschiede treten besonders deutlich auf dem Metapleurum auf (Abb. 16). Auf der Area posteroexterna befinden sich nur wenige Punkte, jedoch unregelmäßige Carinulae, die mehr oder weniger deutlich ausgeprägt sein können. Die Area basalis, die deutlich konkave Area superomedia (Abb. 16) und die Area petiolaris sind zumeist ohne Punktierung (Abb. 14), zu den begrenzenden Carinae dieser Areae hin können jedoch unregelmäßige Runzelungen auftreten (Abb. 14). Die Carinae sind deutlich ausgebildet. Die Area superomedia ist hufeisenförmig und deutlich breiter als lang (Abb. 14).

Flügel. Areola groß und fünfseitig (Abb. 20). Der Außennerv des Cubitus ist schwach aber voll entwickelt. Der Nervellus ist oppositus und kurz vor der Submediella gebrochen. Der Außennerv der Cubitella ist kurz angedeutet, und die Discoidella ist relativ lang, aber nur schwach sichtbar.

Beine. Glänzend, mit dichter und feiner Chagrinierung. Die Vordercoxae sind glatt und glänzend mit geringer Punktierung, die auf den Mittelcoxae dichter wird und auf den Hintercoxae sehr deutlich ausgeprägt ist (Abb. 18).

Abdomen. Glatt und glänzend. Nur auf den ersten drei Tergiten können lateral einige schwache Punkte auftreten. Die Thyridiae sind sehr groß und sehr weit von der Basis des ersten Tergites entfernt (Abb. 6). Die Spiracula befinden sich ziemlich weit von den Rändern entfernt, ab drittem Tegit sehr weit vorne angeordnet (Abb. 6). Die nicht sehr breiten Ovipositorscheiden ragen knapp über den Hinterrand des Abdomens.

Färbung. Schwarz. Zitronengelb sind die Supraclypealarea, die Facialorbitae (Abb. 3), der Clypeus ohne den dunklen Endsaum und die dunklen Randkonturen, die besonders auch die Supraclypealarea abgrenzen, die Mandibulae ohne die dunklen Spitzen und Ränder, die Palpi, der Malarraum, die Schläfen, die Frontalorbitae bis zu den Vertikalorbitae, die Fühlerglieder 10-13 (die Gelbfärbung kann auf die Glieder 9-10 beschränkt sein), zwei parallele Medianstreifen und unterbrochene Lateralstreifen auf dem

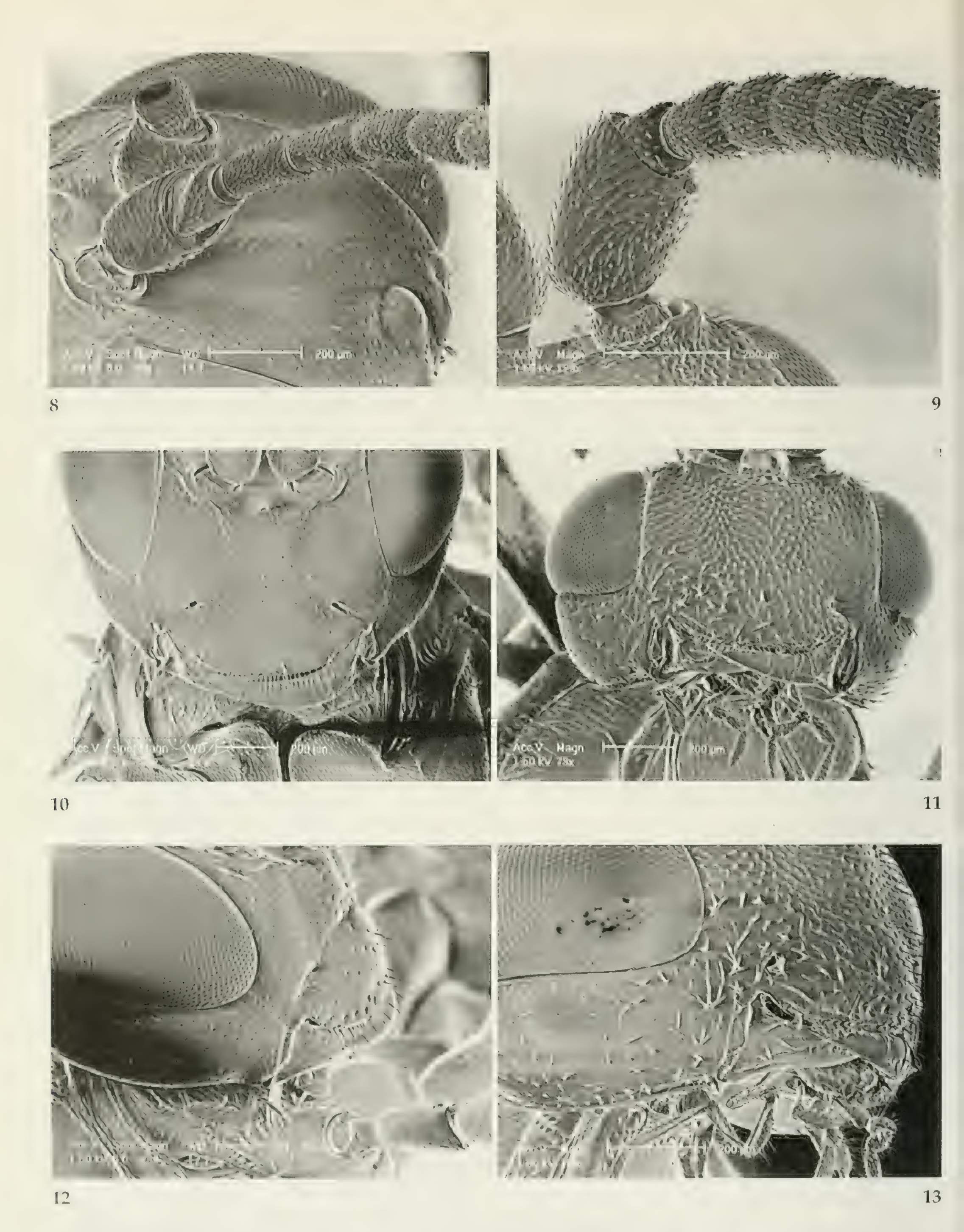


Abb. 8-13. 8. *Stenodontus regieri*, spec. nov., ♀ Paratypus, Fühlerproportionen. 9. *Stenodontus marginellus* Grav., ♀, Fühlerproportionen. 10. *Stenodontus regieri*, spec. nov., ♀ Paratypus, Kopf frontal. 11. *Stenodontus marginellus* Grav., ♀, Kopf frontal. 12. *Stenodontus regieri*, spec. nov., ♀ Paratypus, Kopf mit Malarraum. 13. *Stenodontus marginellus* Grav., ♀, Kopf mit Malarraum.

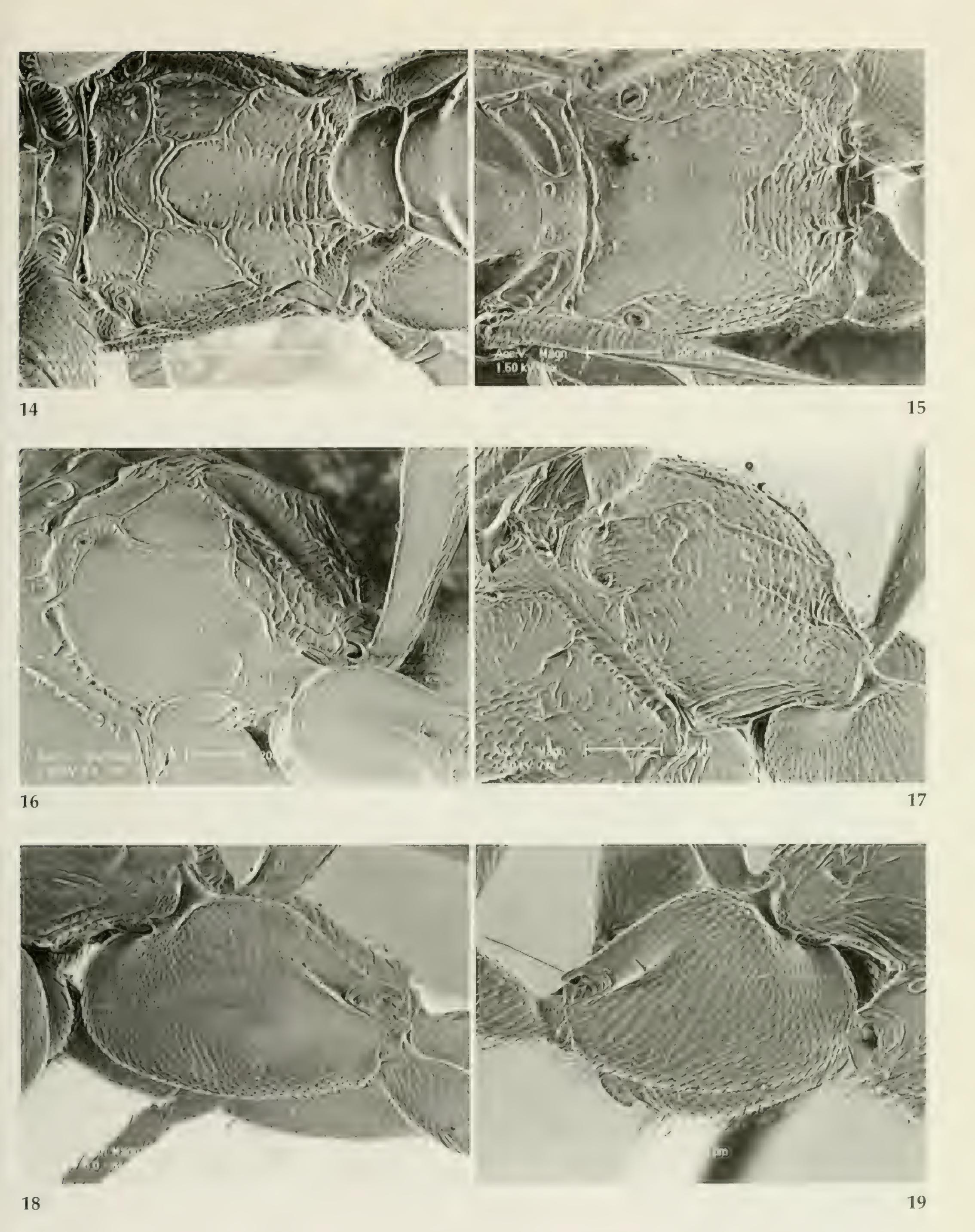


Abb. 14-19. 14. *Stenodontus regieri*, spec. nov., ♀ Paratypus, Propodeum dorsal. 15. *Stenodontus marginellus* Grav., ♀, Propodeum dorsal. 16. *Stenodontus regieri*, spec. nov., ♀ Paratypus, Propodeum lateral. 17. *Stenodontus marginellus* Grav., ♀, Propodeum lateral. 18. *Stenodontus regieri*, spec. nov., ♀ Paratypus, Hintercoxae. 19. *Stenodontus marginellus* Grav., ♀, Hintercoxae.

Mesoscutum, der obere Teil des Pronotums, das Collaris, ventral das Propleurum, breite Lateralstreifen auf dem Scutellum und Postscutellum, ein sehr breiter Mittelstreifen auf dem Mesopleurum, die Flügelbasen, die Tegulae, der Subtegulargrat, Teile des Mesepimerons, zwei große Lateral- und Ventralflecke auf dem Propodeum, die Vorder- und Mittelcoxae, dorsal die Hintercoxae, größtenteils die Vorder- und Mitteltrochanter und die nicht sklerotisierten Teile der Sternite. Rotbraun sind das Abdomen, ausgenommen der schwarze Petiolus und die dukelbraune Basis des ersten Tergites, die Beine, sowie der nicht gelbe Teil der Hintercoxae. Die Hintertrochanter sind schwarz mit gelbem Apikalsaum.

Die Färbung ist relativ variabel. So kann das Zitronengelb auf dem Kopf, auf dem Scutellum und Postscutellum und auf dem Metapleurum ausgedehnter sein. Bei einigen Exemplaren ist teilweise das normale Schwarz des Kopfes, des Mesopleurums, des Mesosternums, des Propodeums und des Petiolus mit Postpetiolus sowie des Abdomens rötlichbraun. Die Hintercoxae können ganz rot sein. Auf dem Mesoscutum fehlen manchmal die zitronengelben Median- und Lateralstreifen. Über den Hintercoxae, apikal auf dem Propodeum, kann sich ein kleiner gelber Fleck befinden. Auf einem rötlich gefärbten Propodeum kann das Gelb größtenteils erloschen sein.

♂. Körperlänge: 6.5-7.4 mm.

Die Struktur des Körpers entspricht der des Weibchens. Auf der Area superomedia sind großräumig Horizontalcarinulae vorhanden, und die Area superomedia ist nicht hufeisenförmig sondern quer ausgebildet.

Flagella. 27 Glieder. Ab dem ersten Fühlerglied finden sich viele Sinnesleisten, die ab dem zweiten Fühlerglied ventral fehlen.

Die Färbung entspricht großräumig der des Weibchen. Die Fühlerunterseite ist jedoch gelb, und die dunkle Umgrenzung im Gesicht fehlt.

Verbreitung. *Stenodontus regieri*, spec. nov. wurde an verschiedenen Lokalitäten nur in Einzelexemplaren gefangen. Die disjunkte Verbreitung erstreckt sich von Taiwan über den Süden von China bis nach Indien und Nepal. Bemerkenswert ist, daß die in dieser Arbeit beschriebene Art bisher nicht im Tiefland gefunden wurde. Ihr Lebensraum scheint sich ausschließlich auf montane Gebiete zu begrenzen, wie die bisherigen Funddaten zeigen. So ist es nicht ausgeschlossen, daß es sich bei *Stenodontus regieri* um eine hauptsächlich paläarktisch verbreitete Art handelt.

Dedikation

Die für die Wissenschaft bisher unbekannte, farbenprächtige Schlupfwespenart erhält mit der Neubeschreibung den Namen von Herrn **Hans-Jürgen Regier** (Burgkirchen). Durch Herrn Regier wurde die biosytematische Forschung an der Zoologischen Staatssammlung München großzügig finanziell unterstützt.

Differentialdiagnose

Stenodontus regieri, spec. nov. unterscheidet sich von der Typusart *Stenodontus marginellus* Gravenhorst, 1829, und den anderen bisher bekannten paläarktischen *Stenodontus*-Arten durch die schöne, großräumig angelegte, zitronengelbe Färbung, die bisher bei keiner anderen *Stenodontus*-Art in dieser Form festgestellt wurde.

Die Körperproportionen sind bei *Stenodontus regieri* ebenfalls abweichend, wie aus den vergleichenden REM-Abb. 8 bis 19 ersichtlich ist, u. a. durch folgende Merkmale: Die Fühlerglieder sind wesentlich länger und schlanker (Abb. 1, 2, 3, 8, 9). Die Gesichtsform ist flacher und der Kopf im Verhältnis länger (Abb. 1, 2), die Areae des Propodeums haben andere Formen, so sind die Carinae bei *Stenodontus marginellus* schwacher ausgeprägt (Abb. 14, 15, 16, 17), die Abdominalsegmente sind länger und schlanker (Abb. 6, 7), die Hintercoxae haben eine unterschiedliche Punktierung (Abb. 18, 19) und auch die Hinterfemora sind wesentlich schlanker (Abb. 4, 5).



Abb. 20. *Stenodontus regieri*, spec. nov., ♀ Holotypus, Habitusbild.

Zusammenfassung

Es wird eine neue Art aus der Tribus Phaeogenini, Subtribus Stenodontina beschrieben: *Stenodontus regieri*, spec. nov. Die neue Art hat ihre Verbreitung im asiatischen Raum und ist gleichzeitig der erste Nachweis der Gattung *Stenodontus* Berthoumieu, 1896 für die orientalische Faunenregion.

Danksagung

Herr Dr. David B. Wahl (Gainesville) hat die Tiere für die Bearbeitung zur Verfügung gestellt, Herr Dr. Paul Dessart (Brüssel) bemühte sich um den Typus von Tosquinet, und Herr Dr. Roland Melzer ermöglichte die Benutzung des Rasterelektronenmikroskopes des Zoologischen Institutes der Ludwig-Maximilians-Universität München (LMU). Allen Genannten sei für ihre Hilfe an dieser Stelle herzlich gedankt.

Literatur

Berthoumieu, V. 1896. Ichneumonides d'Europe et des pays limithropes. – Ann. Soc. entomol. Fr. **65**: 285-418

Diller, E. 1981. Bemerkungen zur Systematik der Phaeogenini mit einem vorläufigen Katalog der Gattungen (Hymenoptera, Ichneumonidae). – Entomofauna **2**(8): 93-109

– – 1993a. Die westpaläarktischen Arten der Gattung *Stenodontus* Berthoumieu, 1896 (Hymenoptera, Ichneumonidae, Ichneumoninae, Phaeogenini). – Entomofauna **14**(17): 305-311

– – 1993b. Beiträge zur Klärung von Arten der Gattung *Stenodontus* Berthoumieu, 1896 (Hymenoptera, Ichneumonidae, Ichneumoninae, Phaeogenini). – Entomofauna **14**(31): 501-507

Gupta, V. K. 1987. The Ichneumonidae of the Indo-Australian Area (Hymenoptera). – Mem. Amer. Ent. Inst. **41** (2): 598-1210

Selfa, J. & K. Schönitzer 1994. Taxonomy of the Europaean Species of *Neotypus* Förster, 1869[a], with a key for their identification (Hymenoptera, Ichneumonidae, Ichneumoninae, Listrodomini). – Entomofauna **15**: 469-480

Tosquinet, J. 1903. Ichneumonides Nouveaux. – Mem. Soc. Ent. Belgique **1**: 399

Townes, H., Townes, M. & V. K. Gupta 1961. A Catalogue and Reclassification of the Indo-Australian Ichneumonidae. – Mem. Amer. Ent. Inst. **1**: 1-522

– – , Momoi, S. & M. Townes 1965. A Catalogue and Reclassification of the Eastern Palearctic Ichneumonidae. – Mem. Amer. Ent. Inst. **5**: 1-661

SPIXIANA	Supplement 22	23-28	München, 01.11.1996	ISSN 0177-7424	ISBN 3-931516-12-1

Sarcinodes yeni, spec. nov., eine neue Oenochromine von Taiwan

(Insecta, Lepidoptera, Geometridae, Oenochrominae)

Von **Manfred Sommerer**

Sommerer, M. (1996): *Sarcinodes yeni*, spec. nov., a new oenochromine moth from Taiwan (Insecta, Lepidoptera, Geometridae, Oenochrominae). – Spixiana Suppl. **22:** 23-28

The common Taiwanese oenochromine species recorded as *Sarcinodes aequilinearia* Walker, 1860, differs from that (Indian) species in the genitalia of both sexes, and is described as *Sarcinodes yeni*, spec. nov. A (♀) lectotype is here designated for *Mergana aequilinearia* Walker, 1860, and the (♀) holotype of *Auxima trilineata* Walker, 1866, is determined.

Manfred Sommerer, Volpinistr. 72, D-80638 München, Germany

In der Gattung *Sarcinodes* Guenée nennen Heppner & Inoue (1992) für Taiwan vier Arten: *Sarcinodes aequilinearia* Walker, 1860, *S. carnearia* Guenée, 1857, *S. mongaku* Marumo, 1920 und *S. yaeyamana* Inoue, 1976. Die Untersuchung taiwanesischer Stücke ergab Zweifel am Vorkommen von *S. aequilinearia* auf Taiwan.

Sarcinodes aequilinearia wurde nach zwei ♀♀ aus "Silhet" (Bangladesh) beschrieben; die Art ist aus Nordindien (Assam, Sikkim), aber auch von der Malayischen Halbinsel (Perak) und neuerdings von der Nordspitze Sumatras (Aceh) bekannt (vgl. Sommerer 1995: 13). Die beiden Stücke befinden sich im Natural History Museum London und wurden dort untersucht: Bei dem als "Type" gekennzeichneten Tier war leider der Hinterleib so angefressen, daß im Genital die Bursa fehlt (BM geometrid slide no. 18131), während das zweite Stück überhaupt kein Abdomen mehr besitzt. Das "Typen"-Exemplar wird hiermit als Lectotypus für *Mergana aequilinearia* Walker, 1860 festgelegt.

Nach herrschender Auffassung (vgl. Prout 1921: 28) hat Walker die Art später (1866) noch einmal als "*Auxima trilineata*" beschrieben, ebenfalls nach einem ♀ (aus "Darjeeling"). Das einzige (♀) Exemplar dieses Synonyms sollte sich nach Swinhoe (1900: 321) ebenfalls im Britischen Museum befinden, ist dort aber nicht vorhanden. Die Vermutung, es könne im Naturkundemuseum der Humboldt-Universität Berlin sein ("In Mr. Atkinson's collection"), hat sich inzwischen bestätigen lassen. Weitere ♀ Exemplare von *A. trilineata* konnten weder in London noch in Berlin entdeckt werden. Das durch einen handschriftlichen Bestimmungszettel als "*Auxima trilineata*" ausgewiesene und mit dem Fundortzettel "Darjeeling coll. Atkinson" versehene ♀ (in "coll. Staudinger") wird daher hiermit als Holotypus von *Auxima trilineata* Walker, 1866 bestimmt. (Farb-Abb. A) Die Genitalpräparation des Typenexemplars (durch Dr. Stüning) entspricht der angenommenen Artgleichheit mit *S. aequilinearia.*

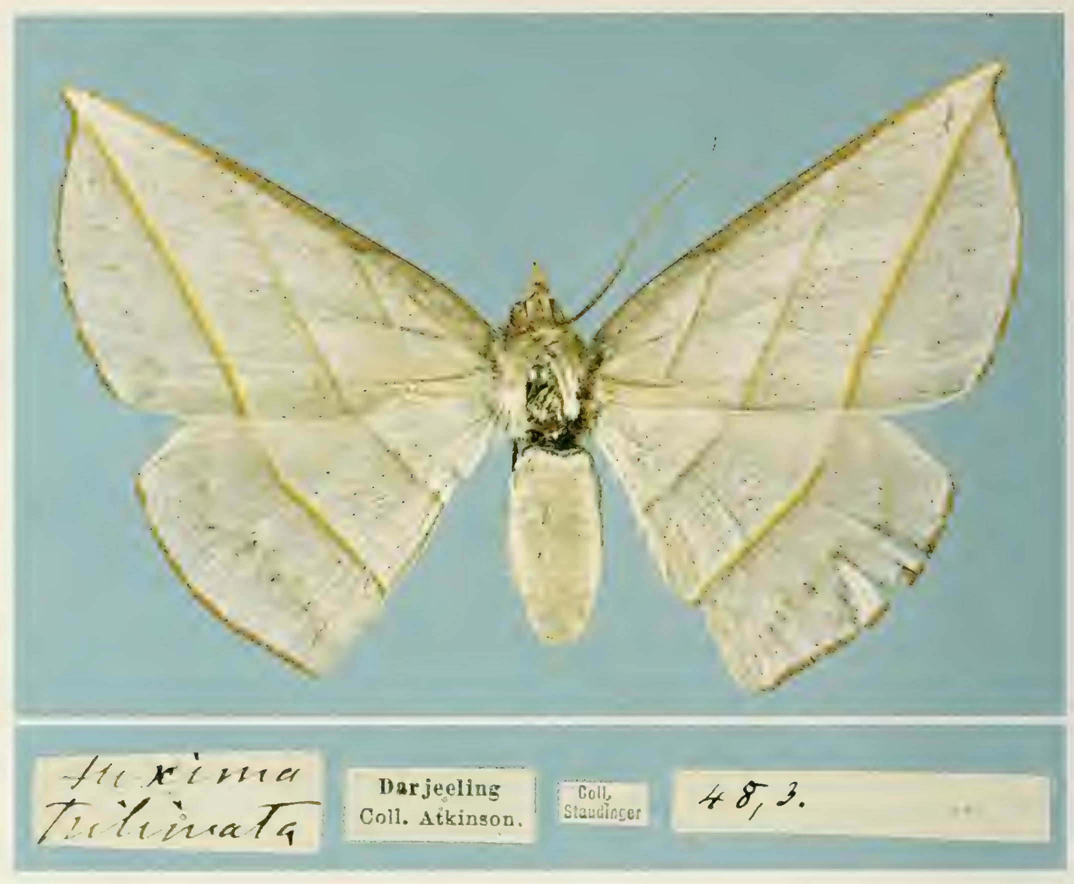


Abb. A. *Auxima trilineata* Walker, 1866. Holotypus ♀.

Abkürzungen

CSM	Collection Sommerer, München
NMN	Nationalmuseum für Naturwissenschaft, Taichung (Taiwan)
TFRI	Taiwan Forestry Research Institute, Taipei
ZFMK	Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn
ZMH	Zoologisches Universitätsmuseum Hamburg
ZSM	Zoologische Staatssammlung, München

Sarcinodes yeni, spec. nov.

Typen. Holotypus: ♂, "FORMOSA Puli IV.1958" [Taiwan centr., Nantou Hsien] (ZSM). - Paratypen (62): 2♂♂ wie Holotypus (ZSM, Gen.Präp. G 807); 11♂♂, 3♀♀, "Hori Formosa" [Taiwan centr., Nantou Hsien] IV., VI., VIII.1934, coll. Bytinski-Salz (ZMH, Gen.Präp. H bis L 1992, D 1993); 1♂, Hsinchu Hsien, Beipu-waiping 450 m, 9.VIII.1986 (B. S. Chang) (NMN); 1♂, Yuingling Hsien, Tzauling 630 m, 2.II.1982 (NMN; Gen.Präp. MS 1996-15); 1♂, Nantou Hsien, Kuohsing, Hueisun Forests 900 m, 19.VII.1985 (B. S. Chang) (NMN); 1♀, Taoyuan Hsien, Fushin 490 m, 16.X.1981 (B. S. Chang) (NMN); [illegible] Taoyuan Hsien, Gaoyi 450 m, 19.XI.1982 (NMN); 2♂♂, Kaohsiung Hsien, Maoling, Shanping 450 m, 22.VI.1987 (Y. B. Fan), 30.VII.1988 (Y. C. Sen) (TFRI); 1♀, Nantou Hsien, Meifeng 2350 m, 25.VI.1986 (Y. C. Sen) (TFRI); 1♂, Taipei Hsien, Wulai 435m, 20.-22.IX.1992 (Aulombard & Plante) (ZFMK); 2♀♀, Taipei Hsien, Wulai 435m, 13.-15.VI.1993 (Aulombard & Plante) (ZFMK); 2♂♂, Ilan Hsien, Chilan 600 m, 16.VI.1993 (Aulombard & Plante) (ZFMK); 1♀, Ilan Hsien, Fushan Botanical Garden 800 m, 26.X.1995 (S.-H. Yen) (ZFMK); 2♂♂, 1♀, Nantou Hsien, Hueisun Forest 570-800 m, 28./



Abb. B. *Sarcinodes yeni*, spec. nov. Holotypus ♂.

29.IX.1992 (Aulombard & Plante) (ZFMK); 2♀♀, Nantou Hsien, 3 km E Tili 555m, 21.X.1995 (Csövari & Stéger) (ZFMK); 5♂♂, 13.VIII.1995, 1♀, 29.VIII.1995, Ilan Hsien, Fushan 640 m, (Sommerer) (CSM, Gen.Präp. MS 1995-209); 6♂♂, 2♀♀, Ilan Hsien, 3 km S Suso 400 m, 26.V.1995 (CSM); 4♂♂, 2♀♀, 18.V.1995, 4♂♂, 2.VI.1995, Taoyuan Hsien, 14 km E Fuhsing 800 m (CSM); 1♀, Taitung Hsien, 5 km SE Wulu 700 m, 27.V.1995 (CSM); 1♀, Nantou Hsien, Lushan Spa 26.-29.VII.1981 (Sato) (CSM, Gen.Präp. MS 1995-232).

Diagnose. Der anatomische Vergleich des Taiwan-Materials mit Stücken aus Indien, Malaysia und Sumatra, die *S. aequilinearia* repräsentieren, sowie mit dem Typenexemplar von *A. trilineata* ergab wesentliche Unterschiede in den Genitalstrukturen. Aufgrund dieser anatomischen Unterschiede ist festzustellen, daß *Sarcinodes aequilinearia* auf Taiwan nicht vorkommt, sondern durch eine eigene, neue Art vertreten wird, die als *S. yeni*, spec. nov. dem jungen taiwanesischen Lepidopterologen Shen-Horn Yen (Kaohsiung) gewidmet wird. (Farb-Abb. B)

Unterschiede in den Genitalstrukturen von *Sarcinodes aequilinearia* Walker, und *Sarcinodes yeni*, spec. nov.

S. aequilinearia (Abb. 4)

♂ – Valvenende breit, stumpf
– Fortsatz am Valvenapex keulenförmig
– Eine eher rundflächige Struktur in der Valvenmitte ventralwärts mit dreieckiger Begrenzung
– Uncus lang
– Vesica mit kurzem Dornenbüschel, Dornen am Ende zugespitzt

♀ – Bursa gedrungen, rundlich (Abb. 5, *A. trilineata*)

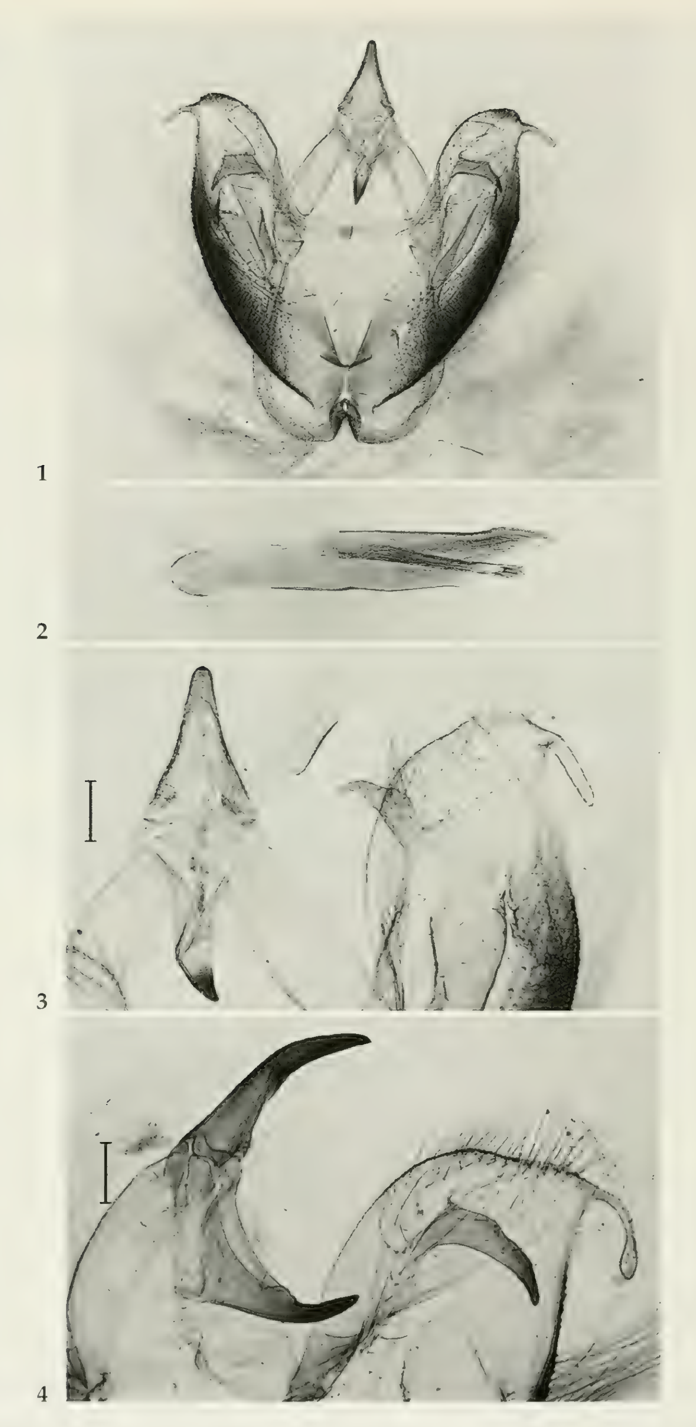


Abb. 1-3. *Sarcinodes yeni*, spec. nov. 1. ♂ Genital, Paratypus (ZSM Gen. Präp. G 807). 2. ♂ Aedeagus, Paratypus (ZSM Gen. Präp. G 807). 3. ♂ Uncus und Valvenende, Paratypus (Gen. Präp. MS 1996-15).
Abb. 4. *Sarcinodes aequilinearia* Walker, ♂ Uncus und Valvenende, Ost-Indien, Meghalaya, Shillong 1500 m.



Abb. 5. *Auxima trilineata* Walker [= *Sarcinodes aequilinearia* Walker], ♀ Genital, Holotypus.
Abb. 6. *Sarcinodes yeni*, spec. nov. ♀ Genital, Paratypus (Gen. Präp. MS 1995-232).

S. yeni (Abb. 1-3 und 6)

♂ – Valvendende schmal, gerundet
– Fortsatz am Valvenapex gleichmäßig, kürzer
– Struktur in der Valvenmitte länglich mit parallelen Begrenzungen
– Uncus deutlich kürzer
– Vesica mit schlankem, langen Borstenbündel (Abb. 2), Borstenende mit flacher, breiter Spitze

♀ – Bursa langestreckt mit leichter Krümmung (Abb. 6).

Verbreitung. Die Funddaten zeigen, daß *Sarcinodes yeni* in Bergwaldgebieten auf Taiwan weit verbreitet ist. Die Art wird oft zusammen mit *S. yaeyamana* gefangen, als deren Futterpflanze *Helicia formosana* (Proteaceae) bekannt geworden ist (vgl. Sommerer 1995: 11). Aufzeichnungen im Taiwan Forestry Research Institute (Taipei) deuten darauf hin, daß Raupen von *S. yeni* an *Macadamia*, einer importierten australischen Proteacee, gefunden wurden.

Die geographische Abgrenzung zwischen *S. aequilinearia* und *S. yeni* auf dem südostasiatischen Festland zwischen Sikkim und Thailand, Vietnam, Südchina bedarf genauerer Untersuchung. Ein ♂ im Natural History Museum London aus Bhutan (BM geometrid slide no. 14885) stimmt insbesondere im Aedeagus mit *S. yeni* überein. Nach Untersuchungen von Stüning an Stücken aus Sikkim (im ZFMK) kommen dort beide Arten vor.

Zusammenfassung

Die auf Taiwan verbreitete und bisher als *Sarcinodes aequilinearia* Walker, 1860, verzeichnete Oenochrominen-Art unterscheidet sich von dieser (indischen) Art im männlichen und weiblichen Genital und wird als *Sarcinodes yeni*, spec. nov. beschrieben. Für *Mergana aequilinearia* Walker, 1860 wird ein (♀) Lectotypus festgelegt und für *Auxima trilineata* Walker, 1866 der (♀) Holotypus bestimmt.

Chinesische Zusammenfassung

本文描述一種在臺灣極爲常見，長久以來卻被誤訂爲三線沙尺蛾 *Sarcinodes aequilinearia* Walker, 1860 的新種一顏式沙尺蛾 *Sarcinodes yeni sp. n.*，本文並提供成蟲與生殖器之照片與圖示。

Danksagung

Für freundliche Unterstützung, Hinweise und Überlassung von Material danke ich den Herren Cheng-shing Lin (National Museum of Natural Science, Taichung, Taiwan), Yi-bin Fan und Alan Warneke (Taiwan Forestry Research Institute, Taipei), Shen-Horn Yen (National Sun Yat-Sen University, Kaohsiung, Taiwan), Miss Kim Buckmaster, den Herren Dr. Malcolm J. Scoble und Martin Honey (The Natural History Museum, London), Dr. Jeremy D. Holloway (Tillinglea), Dr. Rikio Sato (Niigata), Dr. Wolfgang Mey (Naturkundemuseum der Humboldt-Universität Berlin), Prof. Dr. Strümpel (Zool. Institut und Museum der Universität Hamburg), Dr. Dieter Stüning (Zool. Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn), Dr. Axel Hausmann und Dr. Rutensteiner sowie Frau Marianne Müller (Zool. Staatssammlung, München).

Literatur

Heppner, J. B. & H. Inoue (ed.) 1992. Lepidoptera of Taiwan vol. 1 part 2: Checklist. - Ass. Trop. Lep., Scientific Publishers, Gainesville, Fla.

Prout, L. B. 1921. (Oenochrominae). - In Seitz, A. (ed.): Die Gross-Schmetterlinge der Erde Band 12: Die indoaustralischen Spanner, 21-43

Sommerer, M. 1995. The Oenochrominae of Sumatra. - Heterocera Sumatrana vol. 9. Göttingen: Heterocera Sumatrana Society

Swinhoe, C. 1900. Catalogue of Eastern and Australian Lepidoptera Heterocera in the Collection of the Oxford University Museum. Part II Noctuina, Geometrina and Pyralidina. - Oxford: Clarendon Press, 227-405

Walker, F. 1866. Geometrites. - List of the specimens of lepidopterous insects in the collection of the British Museum. Vol. 35 (Suppl. part 5). London, 1535-1701

SPIXIANA	Supplement 22	29-59	München, 01.11.1996	ISSN 0177-7424	ISBN 3-931516-12-1

Beitrag zur Systematik des Formenkreises von *Mauremys leprosa* (Schweigger) in Marokko. Teil I.

(Reptilia, Chelonii, Emydidae)

Von **H. H. Schleich**

Schleich, H. H. (1996): Contributions to the systematics of *Mauremys leprosa* (Schweigger) forms in Morocco. Part I. (Reptilia, Chelonii, Emydidae). – Spixiana Suppl. **22:** 29-59

Detailed investigations on the combination of characters in *Mauremys leprosa* from Morocco result in the description of 6 new subspecies (*M. l. atlantica, M. l. erhardi, M. l. marokkensis, M. l. wernerkaestlei, M. l. saharica, M. l. zizi*) and support the probability of 3 systematically different groupings. The characters concentrate on coloration and patterns on shell, extremities, neck, and head. For the hereafter described groupings and subspecies they are present mainly in juveniles and subadults, as they are lost during adolescence and in aged specimens. Following groupings are discerned:

I. *atlantica*-group (*M. l. atlantica*: S and N of Rabat; *M. l. erhardi*: NNE Taza; *M. l. wernerkaestlei*: Oued Serou, Oued Oum er Rbia, S Khenifra.

II. *marokkensis*-group (*M. l. marokkensis*: S Marrakech, west to Agadir).

III. *saharica*-group (*M. l. saharica*: Oued at Goulmime, S Morocco; *M. l. zizi* - Oued Ziz, Errachidia, Erfoud, Rissani).

Prof. Dr. H. Hermann Schleich, Universität München, Institut für Paläontologie & Historische Geologie, Richard Wagner Str. 10, D-80333 München.

Einleitung

Mauremys leprosa ist eine weit verbreitete und vermeintlich gut bekannte Schildkröte. Umsomehr ist es verwunderlich, daß nur wenig verwertbares Museumsmaterial vorliegt. Ein Großteil davon ist überdies nur mit der Herkunftsangabe "Nordafrika", ohne weitere Präzisierungen gekennzeichnet. Bisher sind mir kaum detaillierte Untersuchungen zum systematischen Status von *Mauremys* aus Nordafrika bzw. Marokko bekannt. Die bislang wichtigsten Beiträge dazu lieferten wohl Merckle (1975) und Busack & Ernst (1980). Erst unlängst bearbeitete Fritz (1993) den *Mauremys caspica* Komplex von Eurasien und beschrieb außerdem eine neue Unterart von *Emys orbicularis* aus Marokko. Im nördlichen Marokko, bzw. in Gebieten mit kühlerem Mediterranklima kommt *Mauremys* sympatrisch mit *Emys* vor. Jüngste Untersuchungen zu asiatischen Arten der Gattung lieferten Iverson & McCord (1994).

Material und Methodik

Die Terminologie der Horn-Schilder und Knochen-Platten entstammt Schleich (1981). Meßstrecken wurden mit der Schublehre abgenommen und sind sog. Stockmaße. Die Geländekoordinaten wurden per Garmin GPS 75 (Global Positioning System) gewonnen. In einigen Fällen gelang es, frische Blutproben zu nehmen und zu konservieren, die später zur weiteren Klärung systematischer und phylogenetischer Fragen benutzt werden sollen.

Das verwendete Material stammt aus folgenden Institutionen:

SMNS Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart
ZFMK Museum Alexander Koenig, Bonn
ZSM Zoologische Staatssammlung, München

Materialliste:

SMNS 4707: Plaine du Rharb, Rabat, coll: Bons & Pasteur, 1962. SMNS 4708: Aguelmane Aberhane; südl. Mittl. Atlas. SMNS 4709: Grotte du Chameau, Beni Iznassene, Rabat (dieser Fundort konnte noch nicht verifiziert werden, es wird aber eine Fundortverwechslung mit Beni Snassen in NE Marokko angenommen). SMNS 4710-1,2: Rabat. SMNS 7159,-60: Ben Slimane, SSW Rabat. SMNS 4706: Ain el Aouda, S Rabat. SMNS 4711: Oued Boukara, Rabat. SMNS 4644: Chechaouen, Rif. SMNS 4705: Oued Selouane, Nador, NE-MOR. ZFMK 52971, 52347-348: Agadir. ZSM 93/200-1-10: Goulmime (Bou Jerif), Oued bei Bou Jerif. ZSM 59/14-15: Tanger. ZSM 94/79, 80-1,2,3,4: S Marrakech. ZSM 94/81,82-1-4: Khenifra. ZSM 94/83: Ifrane. ZSM 96/13,14-1-4: NNE Taza, ZSM 96/15,16- 1-12: Oued Ziz. ZSM 96/17, 18-1-4: S Larache.

Systematische Beschreibung

*Ordo	Chelonii Brongniart, 1800
Subordo	Casichelydia Gaffney, 1975
Superfamilia	Testudinoidea Batsch, 1788
Familia	Emydidae Rafinesque, 1815
Subfamilia	Batagurinae Gray, 1869
Genus	*Mauremys* Gray, 1869

Mauremys leprosa (Schweigger, 1812)

Clemmys caspica leprosa Schweigger, 1812; Loveridge & Williams 1957
Emys leprosa, Schweigger 1812
Emys marmorea Spix, 1824
Clemmys sigriz Michahelles, 1829
Emys vulgaris Gray, 1831
Emys sigritzii, Gray 1831 (ex errore)
Emys laticeps Gray, 1854 (Gambia River)
Clemmys leprosa, Strauch 1862; Boulenger 1889
Emys fuliginosus Gray, 1860
Mauremys laniaria Gray, 1869
Emys flavipes Gray, 1869
Emys fraseri Gray, 1869
Emys lamaria, Gray 1873 (ex errore)
Emys caspica var. *leprosa*, Boettger 1874

Busack & Ernst (1980) untersuchten den bisher weitgehend akzeptierten Formenkreis von *Mauremys* mit den Unterarten *c. caspica* und *c. rivulata*. Seit diesen Untersuchungen gilt *Mauremys leprosa* zurecht als eigenständige Art, die vielleicht auf Grund von weiteren Untersuchungen wiederum in einen südeuropäischen und einen nordafrikanischen Komplex gegliedert werden könnte. Doch hierzu fehlen noch die entscheidenden Untersuchungen, so daß bislang der kontinentübergreifende Artstatus bestehen bleibt. In diesem Zusammenhang ist zu bemerken (Schleich et al. 1996), daß es in den letzten Jahren zunehmend notig wurde, die südeuropäischen, meist spanischen Arten von den disjunkt verbreiteten, artgleichen Formen Nordafrikas abzuspalten, auch wenn dies z.T. nur anhand elektrophoretischer Untersuchungen möglich war (z.B. *Blanus*).

---

* Taxonomie nach Bour & Dubois (1986)

Allgemeine Beschreibung (s.a. Schleich et al. 1996)

Carapax nur schwach gewölbt und meist mediodorsal gekielt; Marginalsaum glatt. Laterale Kiele meist nur bei Juvenilen vorhanden, verlieren sich während Adoleszenz. Plastron ohne Scharnier und fest über die Axillar- und Inguinalpfeiler, auf dem Pleurale ?3 und ?7 inserierend, mit dem Carapax verbunden. Nach Combescot (1954, in Le Berre 1989) Carapax der ♂♂ gestreckter als bei den ♀♀. Plastron der im allgemeinen kleineren ♂♂ konkav, Schwanz länger und dicker, Kloake außerhalb des Carapaxrandes. Plastron der ♀♀ gerade oder leicht konvex. Panzer der Neonaten annähernd rund (Meek 1987), streckt sich während des Wachstums. Stockmaß der Rückenpanzerlänge bei Adulti >20 cm, maximal bis 25 cm, Schlüpflinge messen etwa 32 mm. Große Individuen über 20 cm nach Meek (1987) mindestens 26 Jahre alt. Centralia und Cervicale i.a. breiter als lang. Marginalia deutlich höher als bei *Emys orbicularis*, Axillaria und Inguinalia vorhanden. Plastronformel nach Ernst & Barbour (1989):

♂♂- abd) fem) pect) gul) an) hum, mit reverser Ausbildung der Pectoralia und Femoralia bei ♀♀.

Carapax-Färbung bräunlich bis oliv mit oder ohne helle Fleckung, Ocellen oder hieroglyphenartiges Muster. Nach Busack & Ernst (1980) Juvenili von Tunesien und Libyen gewöhnlich mit weniger dunkel pigmentierten Gularia, Humeralia und Pectoralia-Vorderhälften als Tiere von Marokko, Algerien und Spanien. Auch Mosauer (1934) bemerkte Färbungsunterschiede unter tunesischen Exemplaren. Nach Ernst & Barbour (1989) folgende phänotypische Merkmale zur Artabgrenzung wichtig: Mehr als 2 Streifen auf der Kopfseite und ein runder, gelber oder oranger Fleck zwischen Tympanum und Orbit.

An diesem Fleck ist *M. leprosa* von *M. caspica* leicht zu unterscheiden, zumindest wenn dieser nicht ausgeblichen ist – wie bei sehr alten Individuen möglich. Tympanum manchmal von einem gelben Ring gesäumt. Ein weiterer gelber Streifen zieht von der Nasenspitze zum oberen Kieferrand, zum Mundwinkel und zum Nacken.

Plastronfärbung variiert von hell einfarbig gelbgrün zu einheitlicher, fast schwarzer Grundfärbung mit hellem Saum oder lediglich einer meist symmetrisch angeordneten dunklen Fleckung. Färbung und Zeichnungsmuster auf Kopf, Nacken und Vorderextremitäten sehr variabel, erlauben regionalspezifische Abgrenzungen. Ein unterbrochener Dorsomedianstreifen zuweilen vorhanden, aber sehr variabel. Brücke gelb mit je nach Herkunft unterschiedlich großen und langen dunklen Flecken, die verschmelzen können. Neonate und Juveniles kräftiger gefärbt als Adulti, bei denen die ursprüngliche Zeichnung in der Regel ganz verloren geht. Nach Schweiger (1992) erfolgt dies i.a. bei Panzerlängen über 15 cm. Entgegen Le Berre (1989) ist die Plastronfärbung nicht gut zur Geschlechtsdifferenzierung geeignet. Folgende Merkmale sind von systematischer Bedeutung:

Färbung: Gesamtfärbung/Farbmuster von Carapax und Plastron, Carapaxschildern, Marginalia, Bereich des Entoplastrons, Marginalsaum und Ventromedianbereich, (Vorder-) Extremitäten, Nacken, Schädel.

Panzerform: elliptisch, oval, tropfenförmig, gerundet.

Hinweise zur Biologie von *Mauremys leprosa* finden sich bei Schleich et al. (1996).

Folgende Merkmale werden für die Erkennung der hier als Unterarten neu vorgestellten Formen vorgeschlagen:

I. *M. l. atlantica* - Gruppe

Barren auf Carapax

Entoplastronbereich schwarz, Vorderextremitäten unregelmäßig gezeichnet .... *M. l. atlantica*
Entoplastronbereich hell, Vorderextremitäten unregelmäßig gezeichnet .... *M. l. erhardi*
Entoplastronbereich hell, Vorderextremitäten ventral mit breitem zig-zag-artigen, hellen Streifen ....
.... *M. l. wernerkaestlei*

II. *M. l. marokkensis* - Gruppe

Panzerfärbung einfarbig, bzw. großteils zeichnungslos

Vorderextremitäten mit scharf getrennter heller Ventral- und dunkler Dorsalseite .... *M. l. marokkensis*

III. *M. l. saharica* - Gruppe

Hieroglyphen- bzw. ocellenhafte Zeichnung auf Carapax

Vorderextremitäten mit scharf getrennter heller Ventral- und dunkler Dorsalseite .... *M. l. saharica*
Vorderextremitäten mit unregelmäßiger Zeichnung .... *M. l. zizi*

Merkmale die zur hier durchgeführten Unterartabgrenzung geführt haben (s.a. Tab. 1, Abb. 1)

Taxon	*M. l. atlantica*	*M. l. erhardi*	*M. l. wernerkaestlei*	*M. l. marokkensis*	*M. l. saharica*	*M. l. zizi*
Vorkommen	Larache	Taza	Khenifra	Marrakech	Goulmime	Oued Ziz
Carapaxschilder	Barren	Barren	Barren/unifarben	unifarben	Hieroglyphen	Hieroglyphen
Marg./Lat.flecken fusionierend	ja	nein	ja	nein	nein	nein
Schilder unifarben	nein	ja	nein	ja	nein	nein
dkl. gesäumt	ja	nein	nein	nein	nein	nein
Plastron	unifarben dkl.	Ento hell	Ento/Marg hell	Ento/Marg hell	E./Marg/Med hell	E./Marg/Med hell
Extremitäten	netzartig	netzartig	netzartig	geteilt	geteilt	netzartig
Kopf/Nacken						
Postokularfleck	ja	ja	ja	ja	ja	ja
Tympanalfleck	ja	ja	ja	ja	nein	nein

Verbreitung von *Mauremys leprosa* in Nordafrika

Die nordafrikanischen Vertreter von *Mauremys leprosa* reichen von der Atlantikküste bis Tunesien und in den Grenzbereich von West-Libyen, bis zum Mittelmeer und weit in die Zentralsahara, wo *Mauremys* natürlich nur auf Oasenhabitate beschränkt ist. Die bisher bekannte Verbreitung der hier besprochenen Unterarten ist in Abb. 1 dargestellt.

Mauremys leprosa atlantica - Gruppe

Zu dieser Gruppe werden Tiere (Juveniles) mit dunklerer Panzerfärbung und barrenartiger, heller Fleckung auf den Centralia und Lateralia, sowie meist großem Dunkelanteil auf den Plastra gerechnet.

Mauremys leprosa atlantica, subspec. nov.

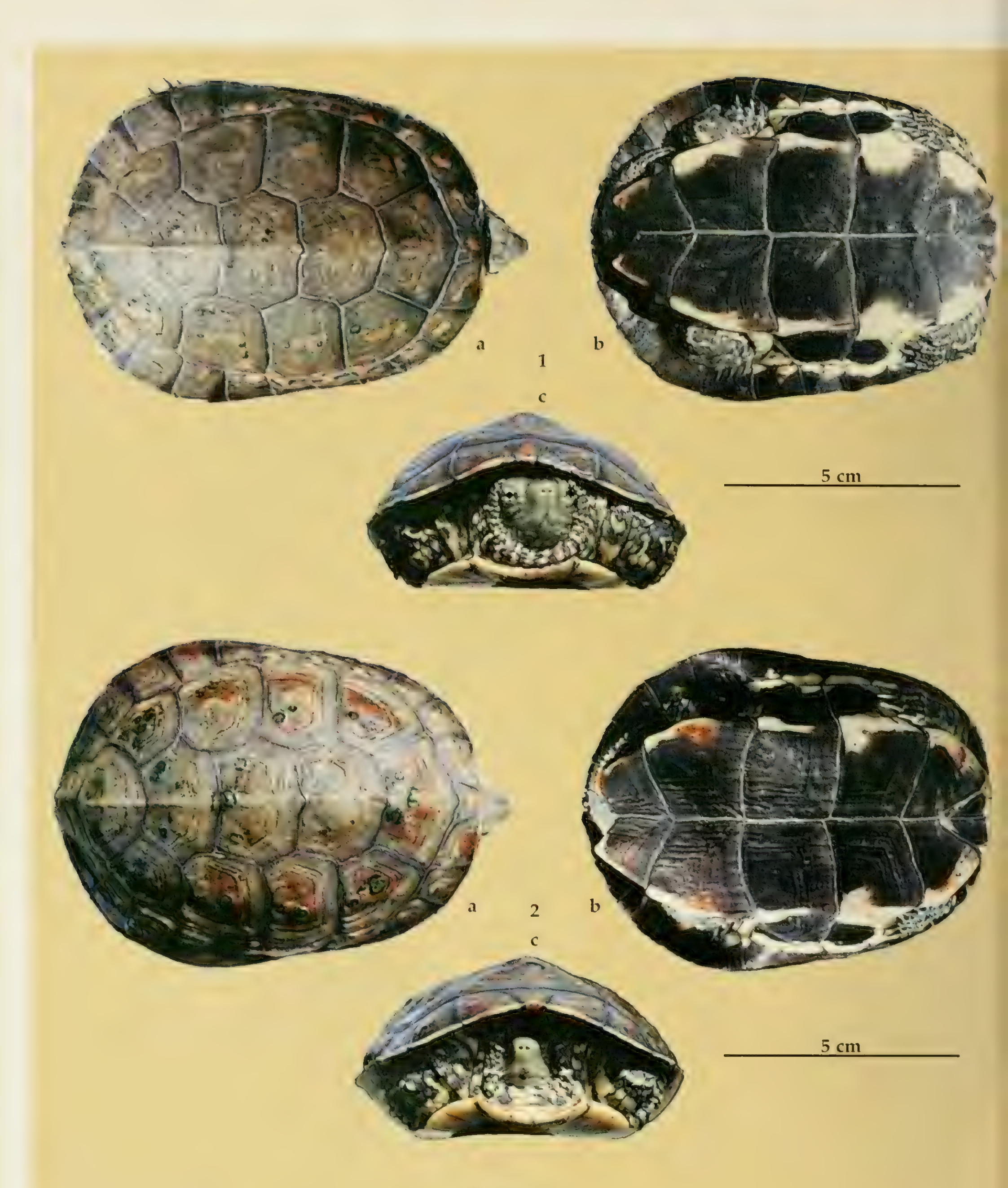
Taf. I, Abb. 1-4

Material. Holotypus: ZSM 1996/35. – Paratypen: ZSM 1996/36,1-3.
Locus typicus. Larache.
Derivatio nominis: *atlantica*, sich auf die atlantische Seite des Verbreitunsgebietes beziehend.

Diagnose. Relativ dunkle Carapaxfärbung mit Tendenz zu unkenntlichen Barren. Distale Marginaliaflecken 4-6(7) mit Lateralia verschmelzend. Carapaxschilder dunkel schmal gesäumt, Plastron bei Juveniles inkl. Entoplastron dunkel bis schwarz. Der helle Marginalsaum bei jedem Schilderpaar randlich unterbrochen. Ein durchgehender Brückenfleck von Pectorale bis inkl. Inguinale ist typisch. Vorderextremitäten unregelmäßig gezeichnet, in der Regel je ein Postokular- und Tympanalfleck ausgebildet.



Abb. 1. Vereinfachte Höhenlinien-Karte mit Gewässern und Koordinaten zu bislang erfaßten und mittels Museumsmaterial belegten Vorkommen von *Mauremys leprosa* in Marokko. Die Verbreitungsgebiete der neu beschriebenen Unteraten sind kreuzschraffiert, jene im Text zitierten einfach.

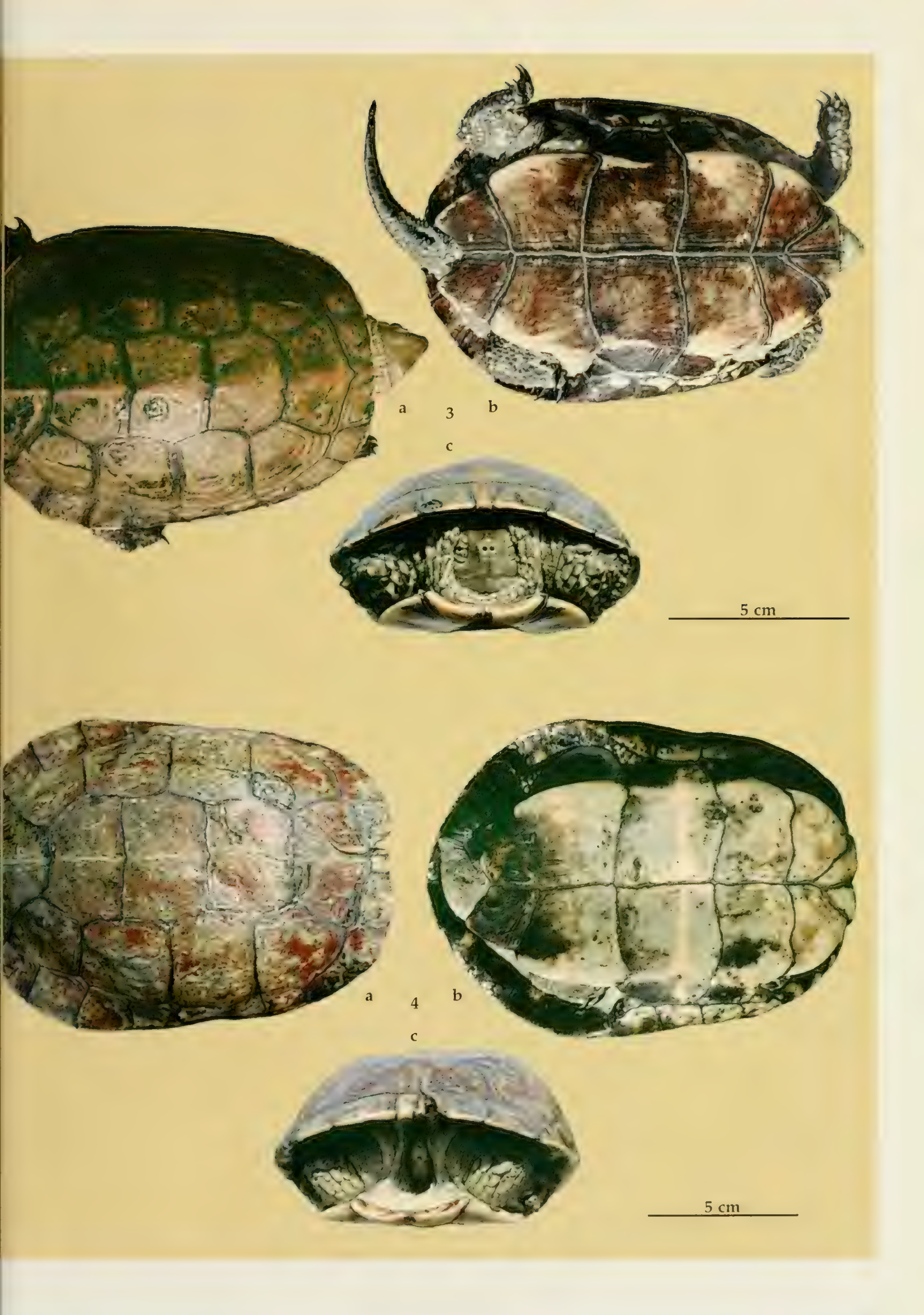


Tafel I

Mauremys leprosa atlantica, subspec. nov.

Vorkommen S Larache, Nord-Marokko.
Dorsal-, Craniofrontal- und Ventralansicht.

1. Holotypus, ZSM 96/35. 2-4. Paratypen, ZSM 96/36,1-3.


a
3
b
c
5 cm
a
4
b
c
5 cm

Beschreibung des Holotypus

Zum Holotypus wurde das Exemplar mit den am besten erhaltenen Farbmustern gewählt. Vorderextremitäten mit kräftig gezeichneten aber unregelmäßigen orangefarbenen Streifen mit schwarzem Saum. Größenangaben in nachstehender Tabelle.

Allgemeine Beschreibung

Carapax oval mit zunehmender Breite in der hinteren Hälfte. Dorsomediankiel ausgebildet, laterale Kielprotuberanzen erst bei größeren Exemplaren besser erkennbar. Plastron langoval. Vorderextremitäten mit 2-3, Schwanzunterseite mit 2 vergrößerten dorsalen Schuppenreihen. Cervicale v-förmig.

Carapax. Dunkel olivbraun mit nur schwach erkennbaren, unregelmäßigen, dunkelorangen Flecken, diese kaum oder nur gering schwarz gerandet und caudal verjüngt. Schildersäume dunkel gefärbt. Marginalia im vorderen Drittel dunkel bis schwarz. Ein unterbrochener heller Marginaliakielsaum umspannt den ganzen Carapax. Marginalia in ihrem dorsalen Drittel mit kleinen, unregelmäßigen, orangen Flecken gezeichnet, diese teils auf die Lateralia übergreifend. Marginalia ventral schwarz, nur im Brückenbereich mit ventrodistaler Fleckung.

Plastron. Ein langgestreckter, schwarzer Brückenfleck erstreckt sich über Pectorale, Abdominale bis aufs Inguinale. Axillare manchmal mit einem dunklen Fleckenanteil. Ein durchgehender heller Randsaum fehlt. Die Schwärzung reicht im anterioren Schildbereich bis zum Marginalsaum. Entoplastron und Ventromediane gänzlich schwarz.

Weichteile. Vorderextremitäten und Unterseiten der Hinterextremitäten unregelmäßig netzartig, orange-gelb-schwarz-braun gezeichnet. Finger mit hellen Mittelstreifen bis auf die Endphalangen. Schwanz weitgehend dunkel, mit höchstens schwach erkennbaren dorsolateralen Streifen. Kopfoberseite olivgrün mit einem dunkleren, deutlich abgesetzten Vorder- bis Hinterhauptsfleck, der etwa bis zur Höhe des Tympanum reicht, sich aber ab den Orbitae verjüngt. Postorbitalfleck vorhanden, schwach hell, Tympanalfleck nicht weiter differenziert.

Exemplar ZSM 1996/14-3, ein adultes Tier mit 14.5 cm Carapax-Stockmaß mit relativ grünbraun fleckiger Carapaxfärbung mit hellem dorsomedianen Strich. Plastron mit Tendenz zur Aufhellung, jedoch mit bestehender Dunkelfleckung im Bereich der Femoralia/Analia.

Abmessungen (in mm)

Material	Carapax L med.	B Marg 5	B Marg 8/9	Brücke Länge	Plastron L med.	B	Höhe gesamt	Schwanzlänge prä-/postcloacal		Kopfbreite
ZSM 96/35 HT	89.5	64.2	70.5	28.0	77.3	54.2	33.5	10.2	35.0	17.9
ZSM 96/36-1	90.0	63.5	70.5	27.0	78.2	55.5	33.8	10.0	31.5	17.5
ZSM 96/36-2	116.5	82.5	88.3	38.5	105.0	69.0	46.5	11.0	41.5	22.0
ZSM 96/36-3	145.5	98.2	108.1	44.5	120.0	79.0	53.6	25.0	18+x	20.6

Mauremys leprosa erhardi, subspec. nov.

Taf. II, Abb. 1-4

Material. Holotypus: ZSM 1996/13. – Paratypen: ZSM 1996/14,1-3.

Locus typicus. NNE Taza, GPS Koordinaten: N 35° 25' 32.8, W 02° 52' 11.8; Fundort sind zwei landwirtschaftliche Bewässerungstümpel auf einer Geländeoberkante und nicht der kleine Bachlauf im Tal.

Derivatio nominis: *erhardi*, gewidmet Herrn Erhard*, durch dessen Vermittlung das "Kuratorium berufliche Bildung" den Druck des Manuskriptes finanziell unterstützte.

---

* Herr A. Erhard, Schweinfurt, ist langjährig im aktiven Natur- und Umweltschutz tätig, wurde 1993 mit der Bayerischen Umwelturkunde ausgezeichnet.

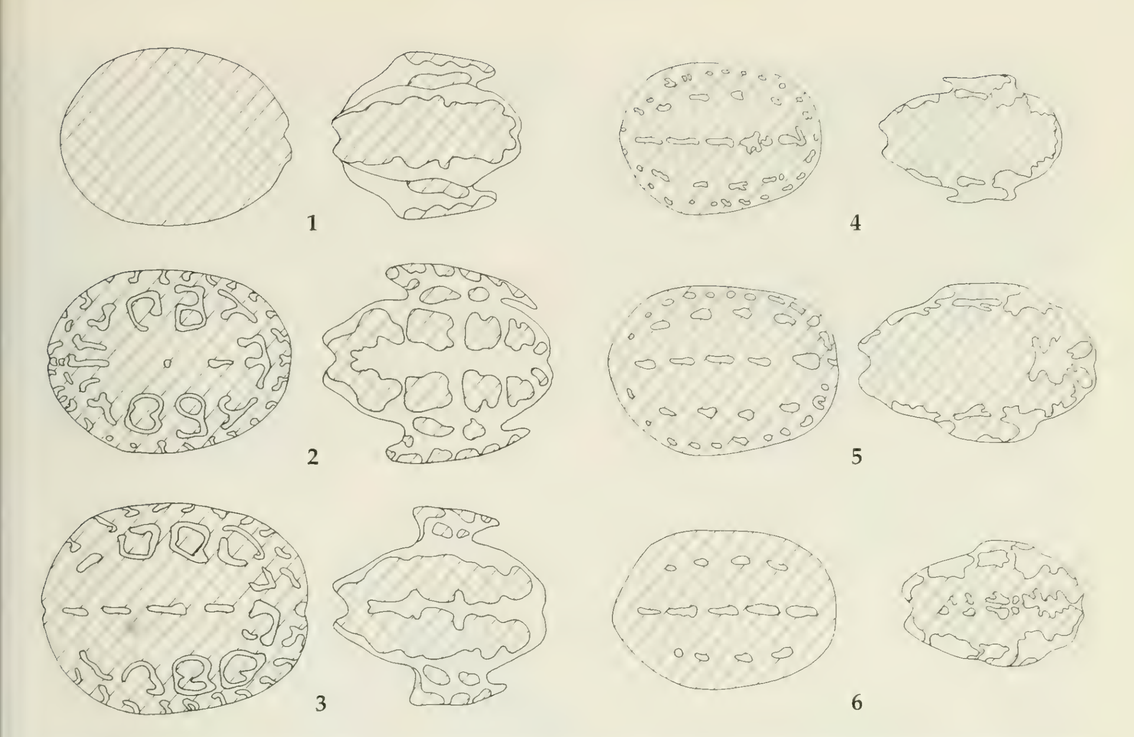


Abb. 2. Carapax- und Plastron- Farb- und Zeichnungsmuster der hier beschriebenen *Mauremys*-Formen. links Carapax, rechts Plastron. 1. *M. l. marokkensis*; 2. *M. l. saharica*; 3. *M. l. zizi*; 4. *M. l. atlantica*; 5. *M. l. erhardi*; 6. *M. l. wernerkastlei*.

Diagnose. Carapax mittelgrünbraun mit relativ schwachem Barrenmuster auf Centralia und Lateralia, die auch ungesäumt sein können. Plastron weitgehend dunkel, bzw. schwarz mit ungefärbtem Entoplastralbereich, mit Tendenz zur Aufhellung im Bereich der Gularia und Pectoralia. Der helle Marginalsaum zuweilen unterbrochen oder stark unregelmäßig gerandet. Ein großer Brückenfleck reicht bis auf die Inguinalia; Axillaria bleiben hell. Vorderarme unregelmäßig gezeichnet mit einem breiteren hellen Teil in der unteren Hälfte. Schnauzenspitze und Schädeloberseite bei lebenden Exemplaren deutlich dunkel gefärbt. Postokular- und Tympanalfleck ausgebildet. Schwanz mit einem dorsomedianen und je einem dorsolateralen Streifen gezeichnet.

Beschreibung des Holotypus

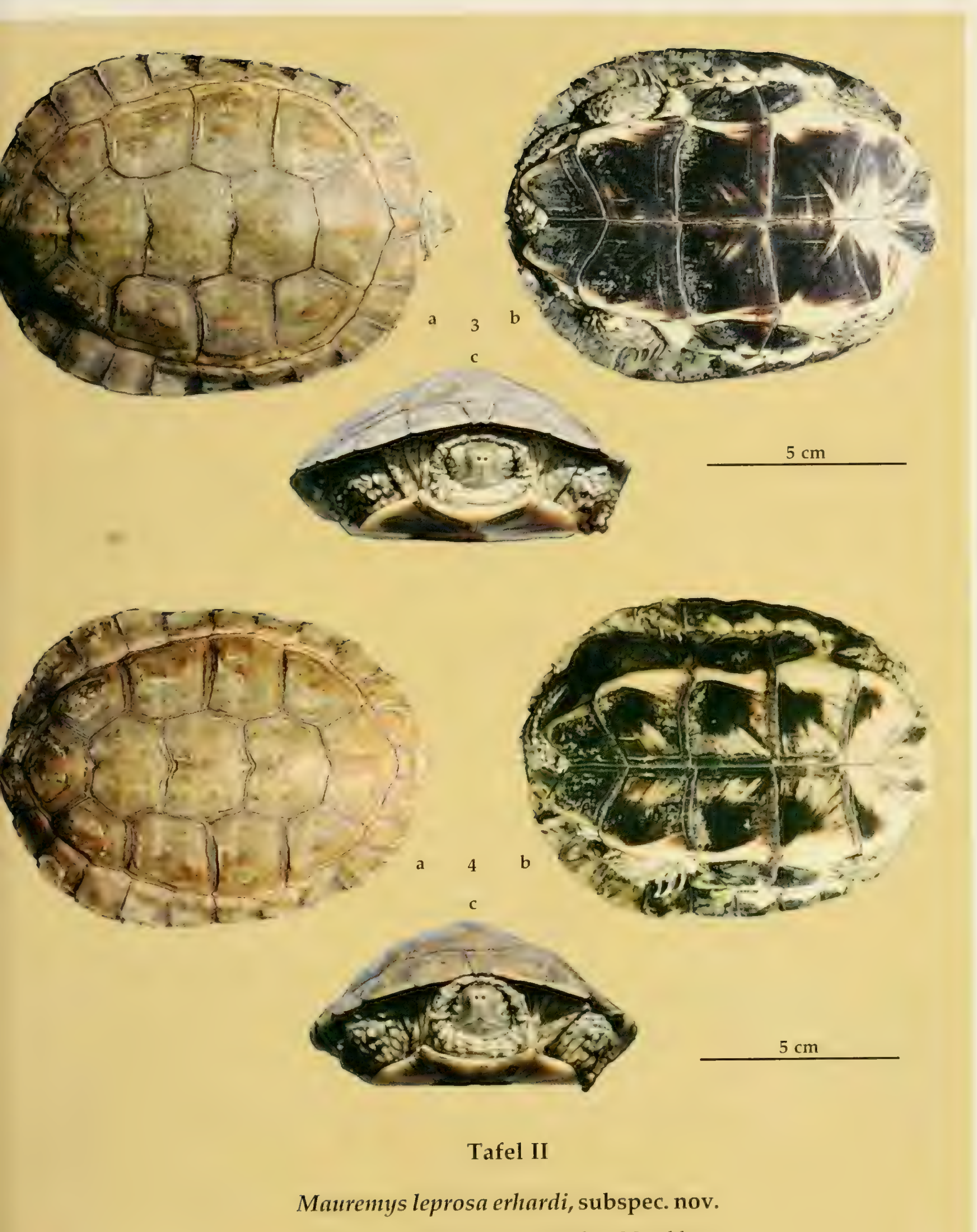
Holotypus mit kräftig orange, unvollständig schwarz gesäumten Barren auf Centralia 1 und 5 und Lateralia 1-4. Cervicale und Marginalia 1-7 mit einem kräftig rotorangem Fleck, der bei den Marginalia 4-7 auf die Lateralia übergreift. Schwanz mit einem dorsomedianen und je dorsolateralen hellen Streifen. Distaler Marginalsaum hell/dunkel gezeichnet. Kloake außerhalb des Carapaxrandes. Marginalia ventral schwarz mit distal heller Fleckung der brückenbildenden Marginalia. Axillare hell, Inguinale mit dem großen, breiten Brückenfleck dunkel gefärbt. Plastron mit hellem, unregelmäßigem marginalem Saum, Ventromediane unregelmäßig hell, Entoplastronbereich hell.

Allgemeine Beschreibung

Carapax oval, Plastron langoval. Carapax relativ gleichmäßig gewölbt, mit Dorsomediankiel und einem nur schwach angedeuteten, unterbrochenen Lateralkiel. Unterarme mit einer bzw. zwei (zweite relativ kurz), Ventralseite des Schwanzes mit zwei Reihen vergrößerter dorsaler Schuppen.

Carapax. Hellolivbraun mit kräftig oranger, schwarz gesäumter Barren-Fleckung; diese verschwindet bereits bei einem 11 cm langen Tier, während sie bei einem 9 cm großen Exemplar noch deutlich erkennbar ist. Die mittig gelegenen Lateraliaflecken caudal verjüngt. Marginalia mit hellem, annähernd durchgehen-


5 cm
a
b
1
c
a
b
2
c
5 cm



Tafel II

Mauremys leprosa erhardi, subspec. nov.

Vorkommen NNE Taza, Nordost-Marokko.
Dorsal-, Craniofrontal- und Ventralansicht.

1. Holotypus, ZSM 96/13. 2-4. Paratypen, ZSM 96/14,1-3.

dem Kielsaum und einigen kleinen Flecken im oberen Drittel, die sich im Bereich der brückenbildenden Marginalia mit kleinen Orangeflecken im distalen Bereich der Lateralia verbinden. Der orange Fleck auf dem Centrale 1 deutlich und groß, auf den nachfolgenden Centralia nur noch schwach oder nicht mehr erkennbar.

Plastron. Marginalia ventral schwarz, brückenbildende Marginalia distoventral orange. Pectorale und Abdominale mit einem großen, mit Adoleszenz durchgehenden Brückenfleck. Entoplastron hell, der marginale Plattensaum unregelmäßig, bei größeren Exemplaren im Bereich von Pectorale/Abdominale durch Fusion mit den Brückenflecken zuweilen unterbrochen. Die Farbintensität der Schilderfleckung nimmt im posteriodistalen Bereich zu.

Weichteile. Vorderextremitäten mit einem verbreiterten, orangefarbenen, unregelmäßigen Band in der ventralen Hälfte. Nackenstreifen dorsal nicht oder nur schwach ausgebildet das Hinterhaupt erreichend. Postorbitalfleck gut erkennbar, dunkelorange bis bräunlich, schwarz gesäumt, direkt ans Auge angrenzend. Der nicht geschlossene Tympanalfleck mit hellem Mittelfleck oder tropfenartiger Zeichnung. Charakteristisch bei lebenden Tieren die dunklere, braune Schnauzenspitze, gegenüber den üblicherweise hellen Schnauzenspitzen von Tieren anderer Provenienzen.

Hinterextremitäten dorsal hell, unregelmäßig gepunktet. Schwanzoberseite mit einem dorsomedianen und je einem dorsolateralen dunklen Streifen.

Abmessungen (in mm)

Material	Carapax L med.	B Marg 5	B Marg 8/9	Brücke Länge	Plastron L med.	B	Höhe gesamt	Schwanzlänge prä-/	postcloacal	Kopfbreite
Holotypus										
ZSM 96/13	89.5	62.1	69.0	27.0	72.0	53.5	31.0	15.0	31.5	15.0
Paratypen										
ZSM 96/14-1	115.0	79.8	85.0	35.0	98.0	69.0	43.0	19.0	30.0	19.3
ZSM 96/14-2	109.0	82.0	87.0	35.0	98.0	68.5	42.0	14.0	33.5	19.5
ZSM 96/14-3	105.0	78.0	81.5	33.2	91.2	64.0	41.0	15.0	41.5	19.0

Mauremys leprosa marokkensis – Gruppe

Zu dieser Gruppe rechne ich Tiere mit einheitlich oder zumindest weitgehend hellen Unterseiten der Extremitäten sowie unifarbenen bzw. weitgehend ungezeichnetem Rückenpanzer.

Mauremys leprosa marokkensis, subspec. nov.

Taf. IV, Abb. 1-5

Material. Holotypus: ZSM 1994/79. – Paratypen: ZSM 1994/80,1-4; vom locus typicus und Agadir, ZFMK 52347, 52348, 52971 nachfolgend beschrieben.

Locus typicus. Ca. 2 km NE Tahanaoute/Kreuzung S 501, wenige km vor Aguelmouss; S-Marrakech. GPS-Koordinaten: 31° 24°54,0 W 7° 49°44,4.

Derivatio nominis: *marokkensis*, lat. von Marokko.

Diagnose. Rückenpanzer meist einheitlich rotbraun, weitgehend zeichnungslos oder mit nur schwach erkennbarer Barrenbildung. Plastron im zentralen Schilderbereich dunkel, mit hellem Entoplastronbereich, durchgehend hellem Marginalsaum und Tendenz zur Aufhellung in der Ventromedianen. Zwei Brückenflekken z.T. schwach fusionierend. Ventrale Hälfte der Unterarme auffallend orange-gelb, ungemustert, dorsale Hälfte mit einem dünnen, hellen Längsstreifen. Ein Postokular- und Tympanalfleck ausgebildet, die Nackenstreifung reicht bis zum Kopfansatz.

Allgemeine Beschreibung

Rückenpanzer lang- bis rundoval, Plastra langoval. Ein schwacher Mediankiel ausgebildet. Lateralkiele fehlen. Auf den Unterarmen 2-5 vergrößerte Schuppenreihen.

Carapax. Rückenpanzer fast einfarbig orange-braunrot mit weitgehend durchscheinenden (Knochen-) Plattengrenzen. Marginaliakielsaum schmall, hell, Marginalia ventral größtenteils schwarz. Marginalia 1-3 ventral mit einem hellen Medianstreifen.

Plastron. Brückenbildende Marginalia distoventral hell gegen zwei bzw. einen langen verschmolzenen Brückenfleck abgegrenzt. Axillare und Inguinale hell. Entoplastron ebenfalls weitgehend hell; Gularia zuweilen mit dunklen Flecken. Ventromediannaht nicht immer hell. Die zwei kleineren Exemplare der Serie sind dunkel, die größeren mit ventromedianer hellerer, nie geradlinig begrenzter Auflockerung. Marginalsaum hell, infolge lateraler Einbuchtung am breitesten auf den Pectoralia.

Weichteile. Ventrale Unterhälften der Vorder- und Hinterextremitäten auffallend hell, ungefleckt. Nur die Phalangen noch dunkel mit hellem Mittelstrich. Dorsalseiten der Arme und Schenkel braun mit einem schmalen gelben Streifen vom 4. Finger an, der meist nur bis auf Höhe des Ellbogens reicht. Die posteriore schmale Kante ebenfalls gelb, mit vergrößerten Kielschuppen versehen.

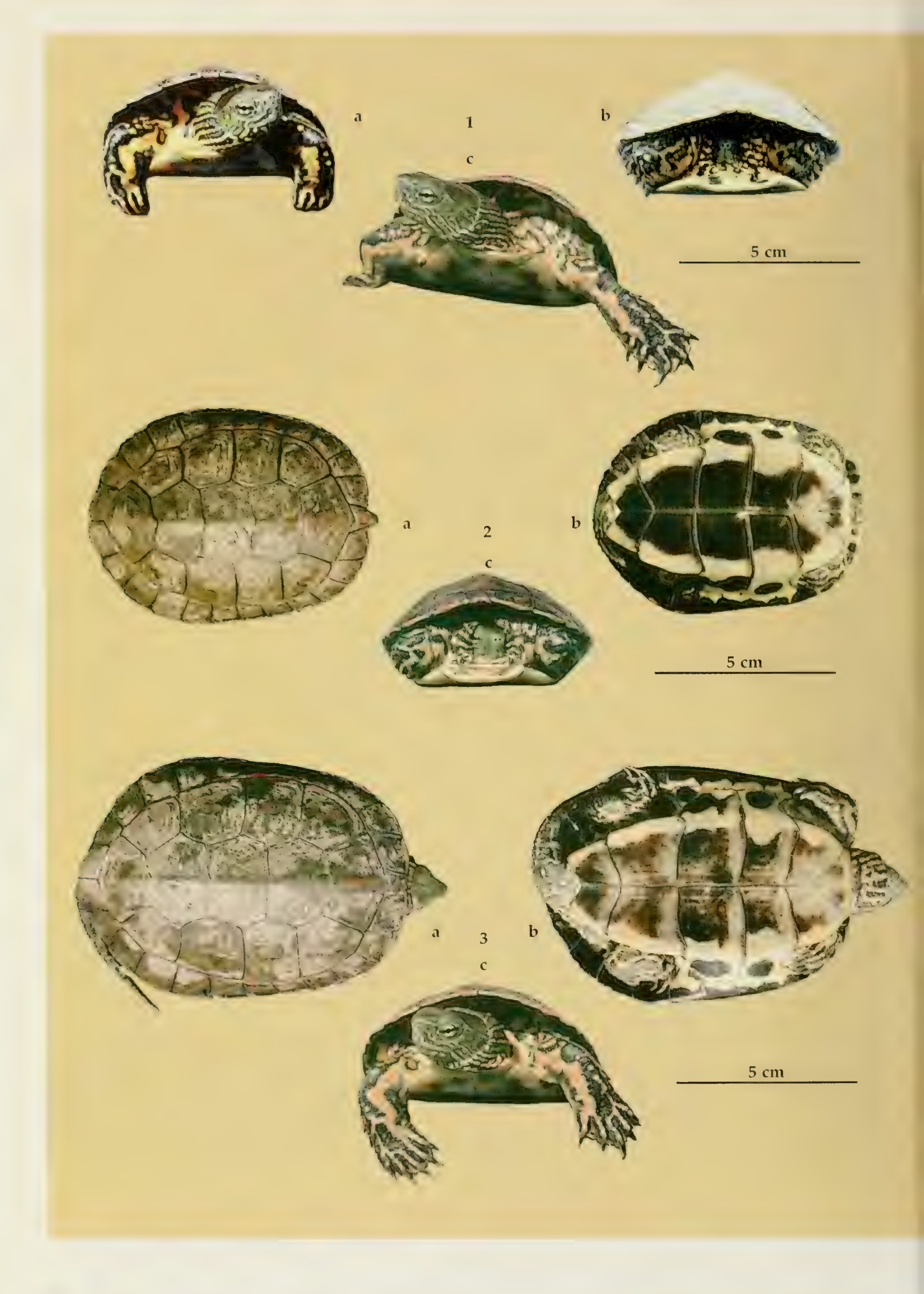
Kopfoberseite vom Grundton der Panzerfärbung, zwei helle dorsolaterale Streifen reichen bis zum Orbit. Der darauffolgende mediolaterale Halsstreifen umschließt an seinem Ende kreisartig das Tympanum zu einem halb gerundeten Tympanalfleck. Postorbitalfleck gelb, klein aber deutlich. Halsansatz ungestreift gelb, Kehlbereich mit normaler Zeichnung. Schwanz mit einem dunklen Postkloakalfleck auf ventral gelbem Untergrund, dorsal dunkelbraun mit je einem schwach erkennbaren Dorsolateralstreifen, gefolgt von lateral dunklerer fast schwarzen Färbung. Beim großen adulten Exemplar ist die bei Juveniles auffallende Extremitätenfärbung nur noch vage wahrnehmbar.

Abmessungen (in mm)

Material	Carapax L med.	B Marg 5	B Marg 8/9	Brücke Länge	Plastron L med.	B	Höhe gesamt	Schwanzlänge prä-/postcloacal		Kopfbreite
Holotypus										
ZSM 1994/79	75	57	58	24	61	46	25.1	14	35	13.5
Paratypen										
ZSM 1994/80-1	53	42	36	17	46	33	18.8	5	24.5	11.0
ZSM 1994/80-2	68	52	45	23	58	45	22.6	11	27.0	12.6
ZSM 1994/80-3	123	83	62	38	101	73	44.0	24	31.5	21.0
ZSM 1994/80-4	54	43	35	17	46	36	22.0	55	22.0	11.9

Beschreibung des Materials von Agadir

Nach Vergleich mit dem Material von der Typuslokalität S Marrakech, können Exemplare aus dem Museum A. Koenig (ZFMK 52347, 52348, 52971) ebenfalls zu dieser Form gerechnet werden. Für sie läßt sich folgende unabhängige Beschreibung geben: Carapax rundoval mit dorsalem Kiel. Unterarme mit 2-3 vergrößerten Schuppenreihen. Die Tiere zeichnen sich durch helle, ungezeichnete Unterschenkel als zu *M. l. marokkensis* gehörig aus. Carapax zeichnungslos oder mit geringem Fleckenanteil von barrenartigem Typus auf dem Centrale 1 und den Lateralia 1-2, sowie mit Flecken auf den Marginalia 1-6. Marginalia ventral schwarz oder schwarz gefleckt, im brückenbildenden Bereich trennt ein gelber Saum diese Schwärzung von den zwei dunklen, relativ großen, manchmal verschmelzenden Brückenflecken. Axillare, Inguinale, Entoplastron, die Ventromediane, z.T. auch die Gularia und Humeralia hell. Die dunklen Plastronschilderflecken intensivieren sich im centroposterioren Bereich des entsprechenden Schildes, die Flecken auf Femoralia und Analia verschmelzen. Ein heller Postorbitalfleck sowie ein hell gesäumter rundlicher Tympanalfleck vorhanden. Kloakenbereich dunkel, gefolgt von heller, v-förmiger, dann wieder dunkler Fleckung.


a
1
b
c
5 cm
a
2
b
c
5 cm
a
3
b
c
5 cm



Tafel III

Mauremys leprosa wernerkaestlei, subspec. nov.

Vorkommen S Khenifra, Zentral-Marokko
Dorsal-, Craniofrontal- und Ventralansicht.

1. Holotypus, ZSM 94/81. 2-5. Paratypen, ZSM 94/82,1-4.

Abmessungen (in mm)

Material	Carapax L med.	B Marg 5	B Marg 8/9	Brücke Länge	Plastron L med.	B	Höhe gesamt	Schwanzlänge prä-/	postcloacal	Kopfbreite
ZFMK										
52347	62	51	53.5	20.2	53.6	40	24.5	9.0	19.1	12.5
52971	72	53	54	22.2	61.2	47.2	26.0	5.0	18.0	14.2
52348	45	36	36	15	41	46.5	16.3	5.5	20.0	9.0

Mauremys leprosa wernerkaestlei, subspec. nov.

Taf. III, Abb. 1-5

Material. Holotypus: ZSM 1994/81. – Paratypen: ZSM 1994/82,1-5.

Locus typicus. Wasserlauf im Schnittpunkt von Oued Serou, Oued Oum de Oumbia. Oued Oum er Rbia, S-Khenifra. GPS Koordinaten: N 32°44°55,1 W 5°41°10,7; ca. 90 m NN.

Derivatio nominis: Benannt nach Dr. Werner Kästle, bedeutender Herpetologe und Partner in zahlreichen Publikationen, u.a. auch im Buch "Amphibians and Reptiles of North Africa".

Diagnose. Carapax mittelbraun mit Barrenzeichnung auf den Lateralia und Centralia. Marginaliaflekken der M 3-7 hell, meist orangebraun, reichen bis auf die Lateralia. Zentraler Bereich des Plastron dunkel, mit stets hellem Entoplastronbereich und hellem Marginalsaum, der im anterioren Bereich der Abdominalia, Femoralia und Analia manchmal schmal unterbrochen ist. Zwei Brückenflecken und dunkle Inguinaleflekkung ausgebildet. Ventrale Hälfte der Vorderame mit einem breiten zickzackförmigen, gelborangen Band- oder Netzmuster. Postokular- und Tympanalfleck ausgebildet, Nackenstreifung median und dorsolateral den Schädelansatz erreichend.

Beschreibung des Holotypus

Holotypus mit rundlicher bis barrenartiger Fleckung auf den Lateralia sowie auf Centrale 1. Marginalia-Kielsaum hell, die Marginalia 1-3 tropfenartig, die M 4 und 5 mit Kontakt zum Laterale 2 gefleckt. Postorbital- und Tympanalfleck ausgebildet. Cervicale mit einem kräftig orangen Fleck, der sich auch auf dessen Ventralseite abhebt. Plastron mit relativ breitem hellem Saum, ventromedian fast nur im Bereich des Entoplastron hell.

Allgemeine Beschreibung

Carapax und Plastron oval bis langoval. Dorsalkiel ausgebildet, unterbrochene laterale Kielansätze nur schwach entwickelt. Unterarme mit 2-4, Schwanzunterseite mit 2 vergrößerten Schuppenreihen. Rückenpanzer langoval mit geringer Verbreiterung posterior der Brücke. Ein schwacher Mediankiel vorhanden; Lateralkiele bzw. laterale Protuberanzen fehlen. Panzerhinterrand gleichmäßig gerundet, glatt.

Carapax. Grundfärbung dunkel olivgrün mit schwach hellen, centromedianen Längsflecken auf den Centralia und Lateralia. Flecken dunkel gesäumt, umschließen den hellen Kern nicht immer ganz. Beim Exemplar 94/82-4 brechen diese Flecken auf, sind nur noch schwach erkennbar und erinnern an die Hieroglyphenzeichnung der Exemplare von Goulmime. Marginalia im anterioren und distalen Kielbereich mit dunkler bis schwarzer Färbung. Brückenbildenden Marginalia im Grenzbereich zu den Lateralia mit kleinen, unregelmäßigen, hellen Flecken, sonst mit relativ hellen Zentralflecken auf den Marginalia 1-3. Marginalia ventral schwarz oder mit schmalen, fast geraden, hellen Streifen mit der dorsalen Marginaliafleckung verbunden. Cervicale mit einem relativ breiten, oft geradlinig begrenztem orangem Fleck. Axillare und Inguinale können dunkel gefleckt sein.

Plastron. Mit einem hellen, relativ breiten, unregelmäßig begrenzten Marginalstreifen. Brückenbildende Marginalia ventrodistal hell gefleckt. Bei Juveniles zwei dunkle Brückenflecken i.a. getrennt, tendieren jedoch zur Fusion mit Marginalia und Abdominalia. Entoplastron weitgehend hell, Ventromediane unregelmäßig hell gefleckt oder gänzlich schwarz. Axillare und Inguinale hell.

Weichteile. Schwanz mit zwei dorsolateralen, etwa auf halber Länge zusammentreffenden, deutlich hellen Streifen. Vorderextremitäten ventral mit heller, distal unregelmäßigen, dorsal zunehmend "leopardmusteratigen" Fleckung. Zwischen Armansatz und Nacken ebenfalls ein unregelmäßiger heller Fleck. Hals und Nacken mit hellen Streifen. Der helle Postorbitalfleck sehr klein, zuweilen fast unsichtbar, ein unregelmäßig hell gesäumter, dunkler Tympanalfleck vorhanden. Finger mit den üblichen hellen medianen Streifen. Schädeloberseite etwas dunkler.

Abmessungen (in mm)

Material	Carapax L med.	B Marg 5	B Marg 8/9	Brücke Länge	Plastron L med.	B	Höhe gesamt	Schwanzlänge prä-/postcloacal		Kopfbreite
Holotypus										
ZSM 1994/81	77	53	48	25	63	46	26	12.5	31	14
Paratypen										
ZSM 94/82-1	89	62	59	25	71	51	29	18	33	15
ZSM 94/82-1	91	63	54	28	75	54	26	15	32	15
ZSM 94/82-3	103	71	64	32	85	60	34	17	30	16
ZSM 94/82-4	75	55	51	23	62	47	27	14	35	14

Mauremys leprosa saharica - Gruppe

Carapax mit ocellen- bzw. hieroglyphenartiger Zeichnung, Plastronflecken meist einzelstehend; meist auf den Analia und Femoralia fusionierend. Tympanalfleck fehlt gewöhnlich.

Mauremys leprosa saharica, subspec. nov.

Taf. V, Abb. 1-7

Material. Holotypus: ZSM 1993/200. – Paratypen: ZSM 1993/201,1-5.
Locus typicus. Fort Bou Jerif, Goulmime.
Derivatio nominis: *saharica* nach der Sahara, da Goulmime als "Tor zur Wüste Sahara" bezeichnet wird.

Diagnose. Carapax mittelbraun mit typisch hieroglyphenartigem Muster und meist isolierten zentralen Flecken auf den jeweiligen Schildern. Ventromediane hell, im Bereich der Analia die dunklen Flecken jedoch entlang der Mittelnaht verschmelzend. Zwei Brückenflecken vorhanden; Marginalia ventral ebenfalls auffallend hell/dunkel gefleckt. Ventrale Hälfte der Unterarme und -beine ungezeichnet hell mit kurzem dunklen Ventralstreifen des ersten Fingers; Schwanzunterseite ebenfalls hell mit dunklem Postkloakalfleck. Postokularfleck ausgebildet, Tympanalfleck fehlt.

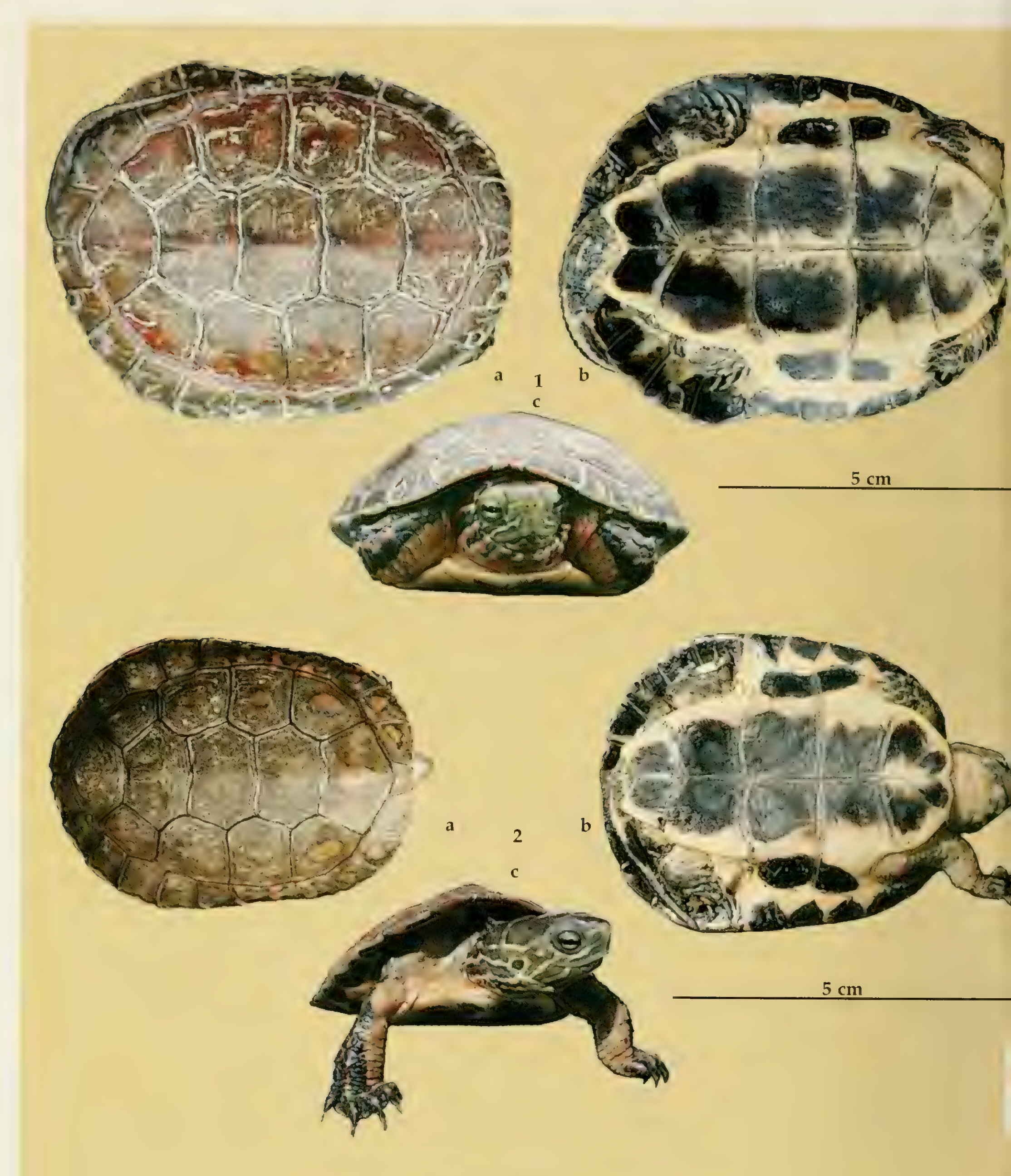
Beschreibung des Holotypus

Holotypus kräftig gezeichnet mit reduziertem Muster auf den Centralia 2-4. Gesichtsstreifung reicht bis auf die Nasenspitze. Je ein dorsolateraler Nackenstreifen erreicht auf dem Schädeldach die Höhe der Tympana. Kloake außerhalb des Carapaxrandes.

Allgemeine Beschreibung

Carapax oval bis rundoval, Plastron langoval oder lyriform bei sehr juvenilen Tieren. Dorsalkiel immer ausgebildet, Lateralkiele oder Protuberanzen auf den Lateralia fehlen. Centrale 1 breiter als lang, Cervicale kurz und breit. Auf den Unterarmen vergrößerte Schuppen ausgebildet, Hinterbeine mit einer Kante mit spinösen Schuppen in einer Längsreihe.

Carapax. Braunoliv mit typisch gelben Ocellen- bzw. Hieroglyphenmuster. Dorsomediane Kielflecken bilden mit schwach heller Centraliarahmung ein einheitliches Zeichnungsmuster. Die Lateralia, meist

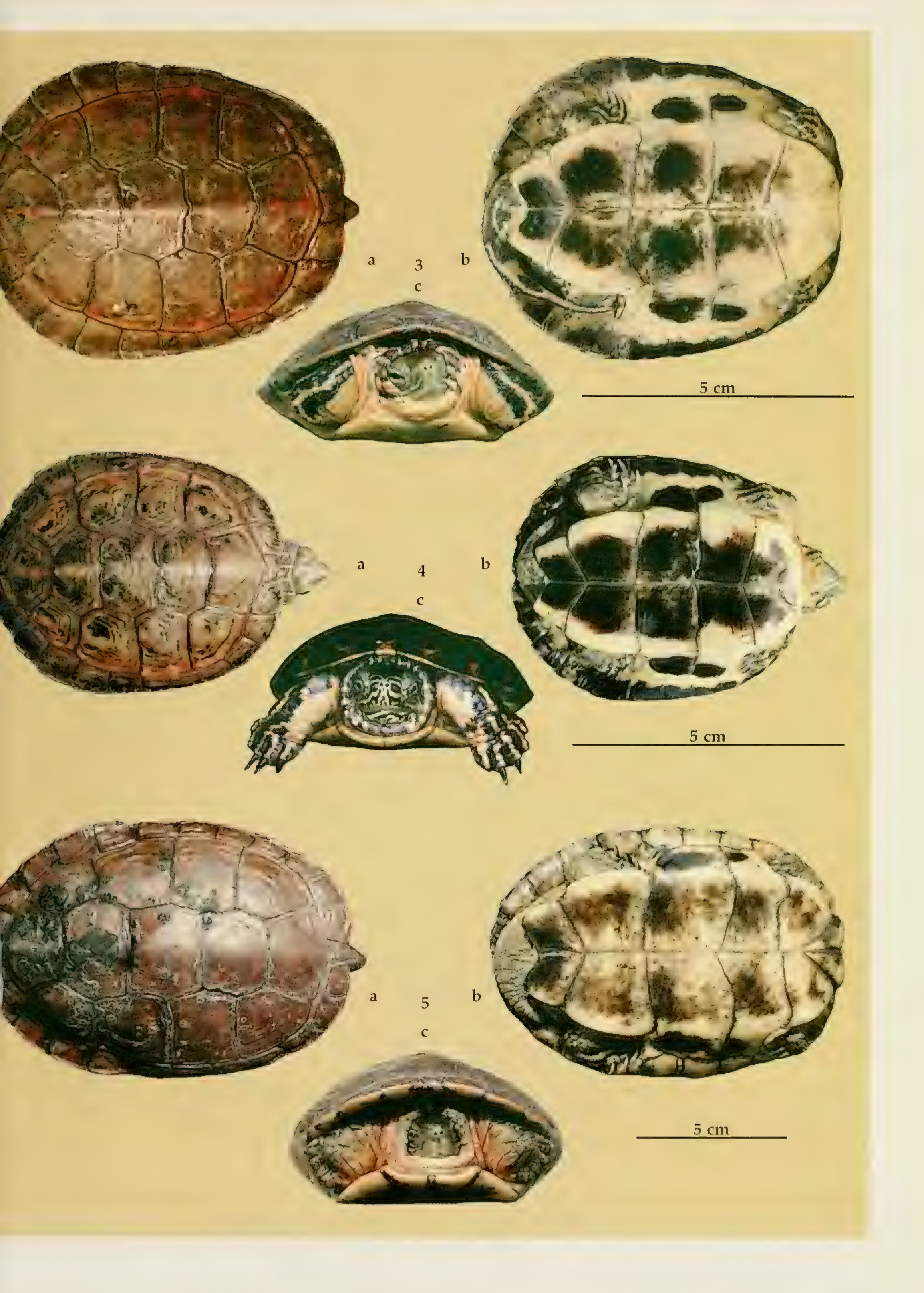


Tafel IV

Mauremys leprosa marokkensis, subspec. nov.

Vorkommen S Marrakech, Zentral-Marokko.
Dorsal-, Craniofrontal- und Ventralansicht.

1. Holotypus, ZSM 94/79. 2-5. Paratypen, ZSM 94/80,1-4.


a
3
b
c
5 cm
a
4
b
c
5 cm
a
5
b
c
5 cm

Laterale 2-3 ebenfalls mit Tendenz zu gelber Innenrahmung mit gelbem Vorsprung bzw. Verbindung auf Höhe der lateralen Kielhöcker wie sonst nur bei Juveniles. Im Bereich der Lateralia 1 und 4 mit T- oder Lambda-förmiger Zeichnung. Marginalia mit orangegelben, im dorsolateralen Drittel tropfenartig sich erweiternden Flecken.

Plastron. Hellgelb mit distocentral gelegenen dunklen Flecken. Entoplastron hell, jedes Schilderpaar mit einem dunklen Fleck, angrenzend an die posterioren Schildersäume. Im Bereich von Femoralia und Analia können diese verschmelzen. Marginaler und zentraler Schilderbereich (bis auf Höhe der Femoralia) hell. Brückenbereich mit zwei dunklen, getrennten Flecken. Axillare hell, Inguinale mit einem dunklen Fleck.

Weichteile. Finger und Zehen vom Wurzelbereich bis zu den Endphalangen mit einem medianen gelben Strich. Die untere Hälfte der Vorderextremitäten einfarbig orangegelb, die obere Hälfte mit einem fast geraden, schmalen, hellen Streifen mit dem 4. oder 5. Finger in Verbindung. Nacken mit 3 breiteren (2 lateral, 1 median) sowie mehreren, unterbrochen rudimentären Achselocellen. Postorbitalfleck relativ groß, deutlich hell, schwach dunkel gesäumt. Tympanalfleck fehlt. Unterkieferansatz mit einem kurzen, verbreiterten, seitlich schmal schwarz gesäumten Streifen. Die Nackenstreifen erreichen den Hinterhauptsbereich, dorsolateral sogar die Orbita.

Abmessungen (in mm)

Material	Carapax L med.	B Marg 5	B Marg 8/9	Brücke Länge	Plastron L med.	B	Höhe gesamt	Schwanzlänge prä-/postcloacal		Kopfbreite
Holotypus										
ZSM 200/93	86	63	63	28	68	53	28.0	17.0	30.0	15.0
Paratypen										
ZSM 201/93-1	37	30	24	11	28	24	15.0	4.0	29.0	7.0
ZSM 201/93-2	39	32	27	12	30	25	16.5	6.0	26.0	8.0
ZSM 201/93-3	53	43	44	17	43	35	20.0	9.0	31.0	10.9
ZSM 201/93-4	72	53	53	24	59	45	26.5	12.0	37.0	12.0
ZSM 201/93-5	73	53	56	25	62	47	27.6	9.0	32.0	12.5

Mauremys leprosa zizi, subspec. nov.

Taf. VI, Abb. 1-5

Material. Holotypus: ZSM 1996/15. – Paratypen: ZSM 1996/16,1-10.
Locus typicus. Oued Ziz.
Derivatio nominis: *zizi*, vom Vorkommen im Oued Ziz abgeleitet.

Diagnose. Carapax olivgrünbraun mit typischem gelborange gezeichnetem Hieroglyphenmuster. Die zentralen dunklen Plastronschilderflecken tendieren zur Fusion unter (partieller) Freilassung der Ventromedianen und stets hell bleibendem Entoplastronbereich. Marginalsaum hell, unregelmäßig begrenzt. Zwei z.T. verschmelzende Brückenflecken sowie die dunkle Inguinalfleckung vorhanden. Vorderextremitäten unregelmäßig netzartig gezeichnet. Nackenstreifung reicht bis zum Schädelansatz, Tympanalfleck fehlt gewöhnlich. Die Gesichtsstreifen münden an den Nares.

Beschreibung des Holotypus

Unterseiten der Extremitäten leopardartig gemustert. Kloake außerhalb des Carapaxrandes. Die übrigen Merkmale stimmen mit der allgemeinen Beschreibung überein.

Allgemeine Beschreibung

Carapax bei Neonaten rund bis rundoval, bei Adoleszenz oval, bei Adulti langoval. Mediodorsalkiel ausgebildet, laterale Kielansätze selbst bei dem größten Exemplar kaum wahrnehmbar. Vorderseite der Unterarme und Schwanzunterseite mit 2 vergrößerten Schuppenreihen.

Carapax. Grundfärbung hell braunoliv mit ocellen- bzw. hieroglyphenartiger Zeichnung. Lateralia, zumindest die Lateralia 1-3 mit circummarginalem, gelborangem Saum mit posteriomedianer Ausdehnung bzw. Protuberanzen oder mit Verbindung zum caudalen Schildersaum. Centralia mit hellen Kielen, die sich zu einer anterioren und lateralen Saumbildung verbinden, im posterioren Bereich der Schilder aber nicht oder nur rudimentär verbunden sind. Marginalia tropfenförmig gezeichnet, mit Fortsetzung auf ihren ventralen Bereich. Die brückenbildenden Marginalia ventral breit tropfenartig, schwarz gezeichnet und immer voneinander getrennt. Zwei manchmal verschmelzende Brückenflecken von den Marginalia und den Pectoralia/Abdominaliaflecken getrennt. Besonders charakteristisch die hellorangen Muster auf den Lateralia 1-3.

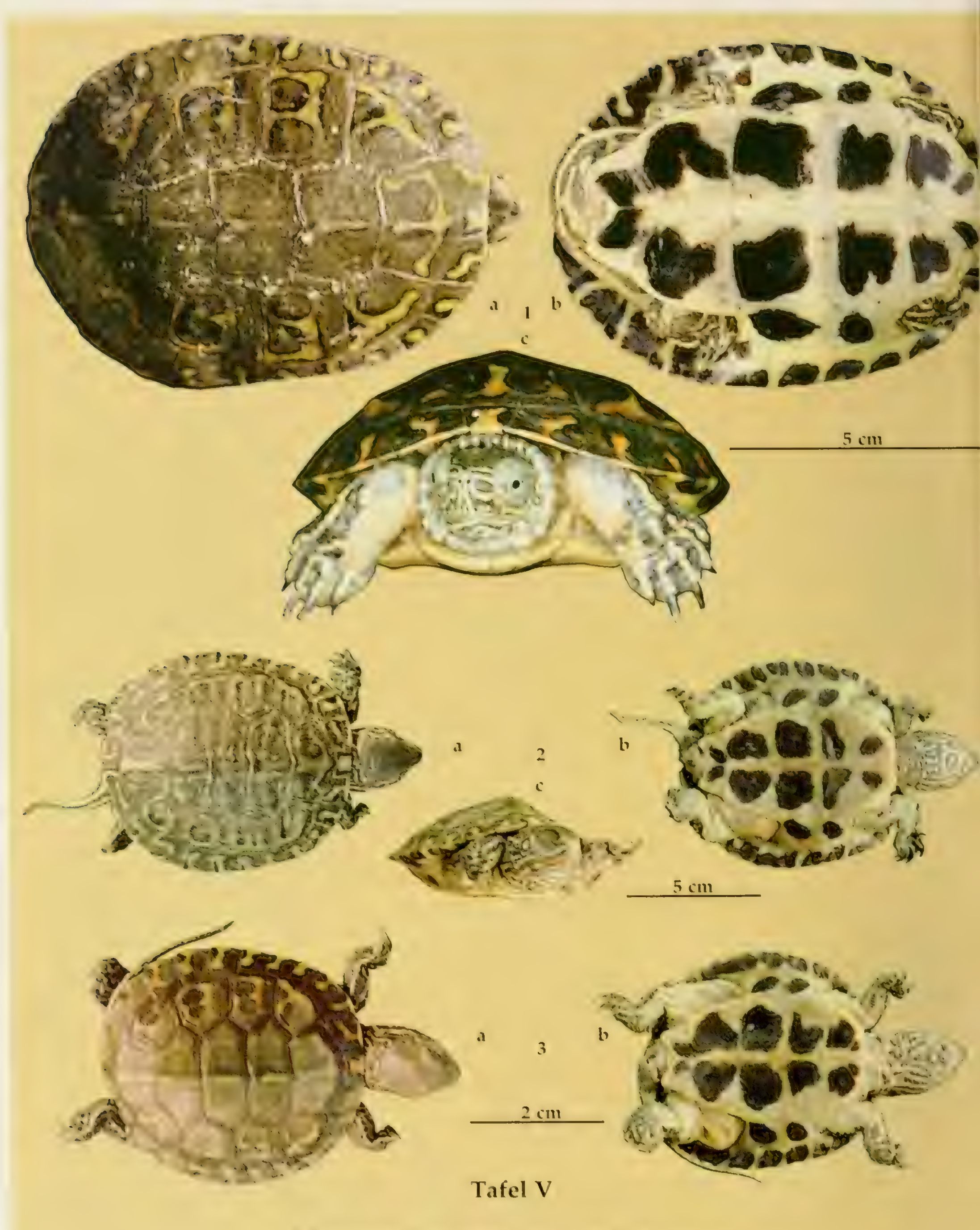
Plastron. Entoplastron im Innenbereich hell und ohne Fleckung; ein centromedianes helles Band sowie ein heller Marginalsaum erreichen die Analia. Plastronschilder mit dunkler Fleckung, diese am intensivsten in ihrem posteriomarginalen Teil; Flecken anteriodistal schwach aufgehellt. Zwei getrennte Brückenflecken ausgebildet. Freie, nicht brückenbildende Marginalia mit hellem Streifen im hinteren Schilderdrittel. Axillare und Inguinale mit einem dunklen Fleck. Brückenbildende Marginalia ventrodistal hell mit dorsal ansteigender dunkler Fleckung. Oberhalb des Brückenkiels biegt der Mittelstreifen ins posteriodorsale Marginaliadrittel um. Bereich des Entoplastron frei, ebenso ein heller unregelmäßiger Plastronsaum. Ventromediane in der Regel immer bis auf Höhe der Femoralia-/Analiafurche frei, ab da fusionieren die dunklen Analiaflecken immer. Gularia meist ungezeichnet oder nur mit sehr geringem Anteil einer dunklen Fleckung.

Weichteile. Die helle, orange Unterseite der Hinterextremitäten mit dunklem (leopardartigem) Fleckenmuster, ebenso die Vorderextremitäten und der Halsansatz. In der vorderen Halshälfte sowie im Kopfbereich geht der orange Farbton in gelb über. Die obere, dorsale Hälfte der Vorderarme zuweilen fast reticulat bis unregelmäßig gezeichnet, die untere Armhälfte unregelmäßig, auch z.T. unterbrochen als gelborange Zickzack-Band gemustert. Postorbitalfleck klein, hell, mit einem schmalen, dunklen Saum versehen, Tympanalfleck fehlt. Die Längsstreifen am Kopf laufen zur Nasenspitze, jedoch im Orbitalbereich unterbrochen. Die helle Streifung im ventralen Hals-Bereich teils U-förmig, teils hieroglyphenartig, proximal, im Bereich der Vorderextremitäten, z.t. fleckenartig verbreitert. Nasenspitze hell. Sehr auffällig der helle, bis mindestens auf Tympanumhöhe reichende oberste dorsolaterale Streifen.

Überraschend ist, daß selbst bei einem adulten ♀♀ von 19.5 cm max. Carapax-Stocklänge die dorsale Zeichnung noch relativ gut erkennbar ist. Im Bereich des Plastron zeigt dieses Exemplar nur noch rudimentäre Flecken, am intensivsten im Bereich der Femoralia/Analia. Der Postorbitalfleck ist ebenfalls verschwunden, die kräftige zickzack-artige Zeichnung der Vorderextremitäten hingegen ist erhalten.

Abmessungen (in mm)

Material	Carapax L med.	B Marg 5	B Marg 8/9	Brücke Länge	Plastron L med.	B	Höhe gesamt	Schwanzlänge prä-/	postcloacal	Kopfbreite
Holotypus										
ZSM 96/15	65.0	50.2	53.5	22.0	55.5	42.5	24.5	12.5	30.5	13.0
Paratypen										
ZSM 96/16-1	51.0	41.5	43.8	16.0	43.5	34.5	21.1	6.0	31.0	10.5
ZSM 96/16-2	87.0	62.5	66.5	28.2	73.0	53.0	31.5	17.5	21.5	15.5
ZSM 96/16-3	37.5	31.5	31.0	10.0	29.5	25.0	16.2	6.1	26.2	9.0
ZSM 96/16-4	47.5	37.5	40.3	15.0	39.0	31.5	18.2	6.5	24.0	9.9
ZSM 96/16-5	62.1	47.9	50.0	20.0	53.3	39.0	23.9	8.0	35.0	12.8
ZSM 96/16-6	70.5	51.0	55.0	22.5	59.5	42.5	27.0	15.0	21.0	14.0
ZSM 96/16-7	72.0	51.0	56.2	25.2	59.2	43.0	26.5	16.0	19.0	14.0
ZSM 96/16-8	84.2	57.0	63.0	28.0	70.0	49.0	29.8	18.1	22.5	15.0
ZSM 96/16-9	67.5	50.8	54.0	21.3	55.0	41.5	25.5	10.0	20.0	–
ZSM 96/16-10	187.0	124.0	133.0	67.8	167.0	102.0	65.0	13.5	59.0	28.0

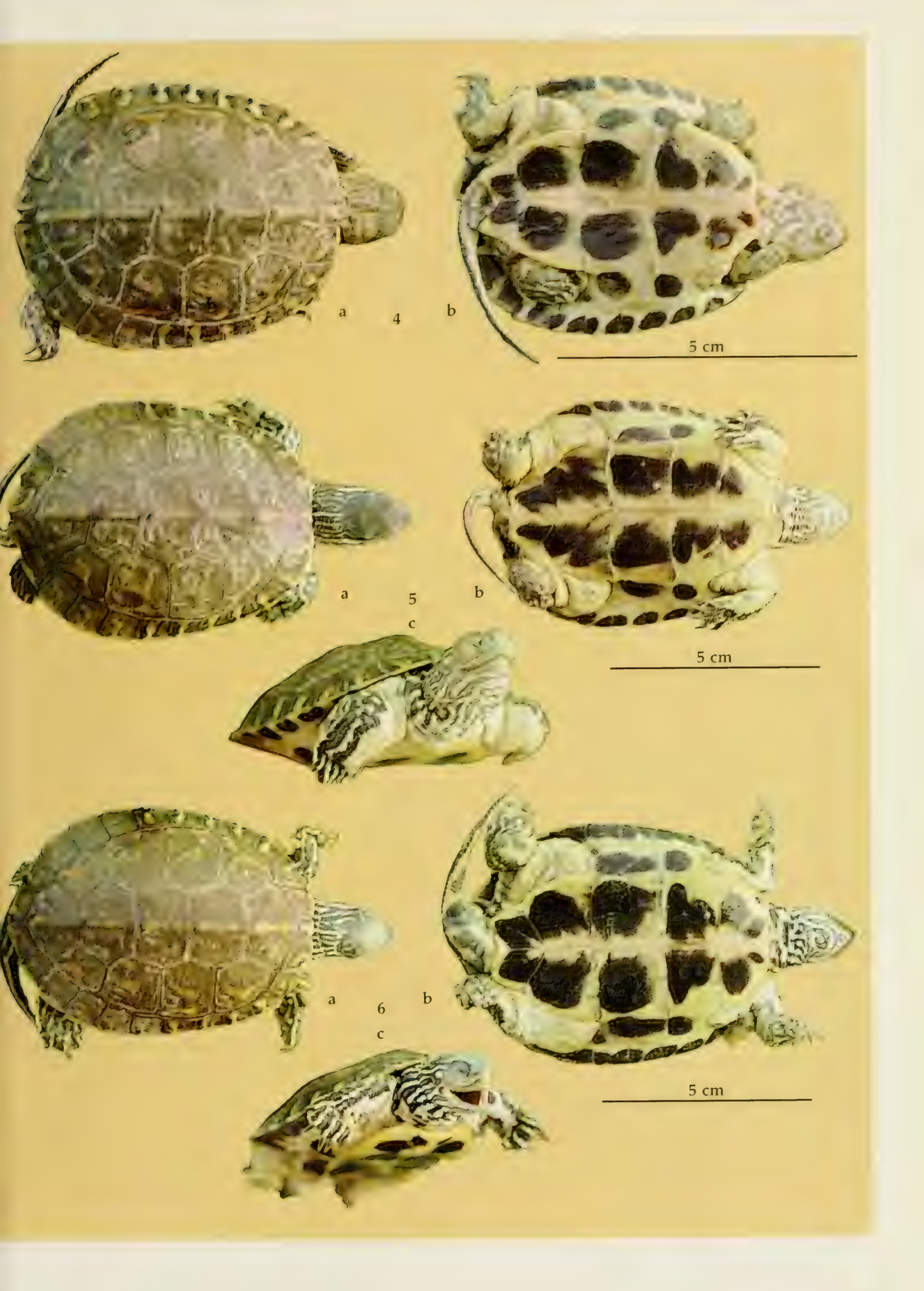


Tafel V

Mauremys leprosa saharica, subspec. nov.

Vorkommen Bou Jerif, Goulmime, Südwest-Marokko
Dorsal-, Craniofrontal- und Ventralansicht.

1. Holotypus, ZSM 93/200. 2-6. Paratypen, ZSM 93/201,1-5.


a
4
b
5 cm
a
5
b
c
5 cm
a
6
b
c
5 cm

Zu Biogeographie und allgemeinen Verbreitungmustern

Relativ krasse Klimagegensätze kennzeichnen die vielfältigen Klimabereiche Marokkos. Ausgeglichenes, jedoch stark windbeeinflußtes, maritimes Klima an den Küsten (mediterran im Norden, atlantisch im Westen) mit relativ geringen Jahres- und Tagesamplituden wechselt mit Bereichen der Zentralebenen und montanen bis collinen Lagen im Landesinnern, die vom kontinentalen Klima mit starken Schwankungsamplituden geprägt werden. Die ostmarokkanische Meseta und die Sahara mit ihren Randgebieten kennzeichnen sich durch saharisches Klima, mit extrem heißen, trockenen Sommern und gemäßigten Wintern mit möglichen Nachtfrösten.

Einige Temperaturbeispiele (aus Gerstmeier 1990)

Ort	Min. Temp./Monat	Max. Temp./Monat
Agadir	8 °C / Jan., Feb.	27 °C / Juli-Sept.
Al Hoceima	10 °C / Jan., Feb.	30 °C / Juli, Aug.
Marrakech	5 °C / Jan., Feb.	39 °C / Juli, Aug.
Zagora	3 °C / Jan., Feb.	44 °C / Juli, Aug.

Aufgrund der Entdeckung der unterschiedlichen Formenkreise und der Beschreibung der neuen Unterarten stellt sich die Frage nach möglichen Artbildungsmustern bzw. nach Kriterien für die Entstehung der einzelnen Formenkreise. Marokko bietet hier aufgrund seiner geologischen Entwicklung zahlreiche Ansätze zur Interpretation der biogeographischen Verbreitungsmuster. *Mauremys* besiedelt alle nur erdenklichen aquatilen Lebensräume von Flußläufen und Restwasserbeständen in Wüstengebieten bis zu Bewässerungskanälen, landwirtschaftlich genutzten Tümpeln und Tränken und, zumindest nach Angaben aus der Literatur, auch Abwasserbereiche und sogar Latrinen. *Mauremys* findet sich sympatrisch mit *Emys orbicularis*, zumindest im Mittleren Atlas, erreicht dort (und in Oulmès les Thermes, 1100 m) auch die höchste mir bislang bekannten Verbreitung mit 1500-1600 m bei Azrou und Ifrane. Das heißt, man findet *Mauremys* in Bereichen, in denen im Winterhalbjahr mehrere Wochen bis Monate eine geschlossene Schneedecke auftritt und Hibernation für die Tiere unumgänglich wird, aber auch am Saharanordrand (z.B. Goulmime, Rissani), wo durchweg noch Aktivität im Winterhalbjahr zu erwarten ist. Das andere Extrem bedeutet weitgehende Austrocknung der Lebensräume entweder durch Trockenlegung von Flußläufen zu Bewässerungszwecken bereits schon im Frühjahr (Flußlauf bei El Hajeb, Azrou) oder durch klimabedingte Sommerdürre in Gewässern nahe dem Shararand.

Biogeographische Barrieren sind in Marokko unübersehbar. Die Orographie Marokko zeigt hier zahlreiche Faktoren auf. Die großen Gebirgszüge (Rif, Mittlerer Atlas, Hoher Atlas, Antiatlas), aber auch kleinere Einheiten oder Gebirgskomplexe (z.B. Djebel Tazzeka, Dj. Bou Helaj, Dj. Ougnat, Dj. Bani) stellen nicht nur aufgrund ihrer z.T. für Schildkröten unüberwindlichen Höhe, sondern auch als Klima- und Wasserscheiden entscheidende Barrieren dar. Im gleichen Sinn wirken ausgedehnte, trockene bzw. wüstenhafte Landstriche bar jeglicher Vegetation und allen Wassers. Trockenste, weitgehend unkultivierte und natürlicherweise unfruchtbare Hochplateaus sind die Ostmarokkanische Meseta und das südlich anschließende Tamlelt-Plateau sowie die Gegenden südlich des Anti-Atlas und die Sahara-Randgebiete. Die Zentralmeseta im Westen ist durch anthropogene Beeinflussungen wie Landwirtschaftskulturen weitgehend ihrer natürlichen Vegetation beraubt, ja selbst Lesesteine und Legemauern früherer Feldränder werden für bauliche Zwecke vermehrt abgesammelt. Obwohl die großen Gebirgszüge deutliche Nord-Süddivergenzen in Klima und Vegetationsbestand aufweisen, bilden sich dazwischen oft Enklaven mit fruchtbaren Tälern und Ebenen (z.B. Oued Souss). Das Tafilalet mit dem Oued Ziz und das Zagoratal mit dem Oued Draa bilden innerhalb der hier beginnenden Wüstengebiete zumindest in den perennierenden Wasserläufen einzigartige wärmsttemperierte Lebensräume.

Im Falle der hier vorgestellten *Mauremys leprosa*-Unerarten werden folgende Ausbreitungsbarrieren angenommen (K: Küste, WS: Wasserscheide, G: Gebirge, W: Wüste):

Formen und Vorkommen	West	Ost	Nord	Süd
M. l. saharica Oued Oum El Achar, Goulmime	K: Atlantik	G,W-S	W, W-S	W: Sahara Anti-Atlas
M. l. zizi Oued Ziz	WS, W	WS: Tamlelt	W-S, G	W: Sahara Plateau, W
M. l. marokkensis S Marrakech	G, ?K	W: Meseta, G	Meseta	G: Hoher Atlas
M. l. wernerkaestlei Khenifra	G: Mittl. Atlas	W: Meseta	G,WS: Mittl. Atlas	W: Tamlelt S Mittl. Atlas Plateau
M. l. erhardi Mittl. Atlas	G, W-S	G, WS	G, WS	G: Djebel Taza
M. l. atlantica N Marokko, W Er Rif	K: Atlantik, ?W-S	?G, W-S	K: Atlantik	G: Mittl. Atlas

Isolierte Oasen weit im Süden des zusammenhängenden Verbreitungsgebietes, wie von Le Berre (1989) angegeben für Mauretanien, Niger und Mali, wären als postpleistozäne Refugialbereiche oder aber durch anthropogene Einschleppung (s.a. Papenfuss 1969: 287) erklärbar. Materialuntersuchungen hierzu wären sicherlich sehr aufschlußreich (s.a. Busack & Ernst 1980: 257) bezüglich der frühen Ausbreitungsgeschichte von *Mauremys*. Werner (1929) sieht eine stärkere Faunendifferenzierung zum saharischen Teil Nordafrikas gegeben als im übrigen Bereich Marokkos und Tunesiens, zudem eine atlantische (Küste bis Fez), eine oranesische (Ostmarokko bis Oran), eine indifferente Zone im Raum Algier, sowie eine vierte, von Ostalgerien bis Tunesien, und schreibt S. 17: "Bemerkenswert ist, daß keine einzige Schlange oder Schildkröte für eine der oben aufgestellten Regionen charakteristisch ist." Weiter diskutiert Werner (1931) zur Biogeographie Marokkos einen atlantischen und einen oranesischen Faunenbereich mit diversen Zonen. Im oranesischen Teil sieht er das Rif, dann die südöstliche Wüstenregion von der westalgerischen Sahara nach Westen zum Oued Mouluya, sowie kleinere, weniger deutlich abgrenzbare Zonen im atlantischen Teil von Marokko (z.B. Oued Sous), sowie ein zentralmarokkanisches Hügel- und Gebirgsland mit 3 Stufen, dem nördlichen hügeligen Vorland, dem Mittleren und Hohen Atlas. Hediger (1935) sieht im Rif eine Brücke für die Verbreitung vieler Reptilformen, andrerseits aber ein Gebiet, das sich gegen Tanger und gegen Süden durch eigenen Charakter auszeichnet und auch das Durchdringen mediterraner, atlantischer und algerischer Fauna anzeigt.

Werner nimmt bereits 1931(b) an, daß die Verbreitung der Reptilien in Marokko mit den geologischen Verhältnissen in Zusammenhang steht und sieht das Rif faunistisch als sehr verschieden vom zentralmarokkanischen Bergland an. Mit Ausnahme der iberischen Arten nimmt er eine Ausbreitung von Nord nach Süd an und äußert sich zum Vorkommen von *Mauremys* wie folgt (S. 275): "In ebenen Teilen des Landes dürfte diese Schildkröte in keinem etwas größeren Gewässer fehlen".

Diskussion

Mir ist bewußt, daß möglicherweise weitere taxonomische Konsequenzen aus diesen ersten Befunden abgeleitet werden können. Jedoch gestattet es der momentan verfügbare Zeitraum nicht, das spanische Festlandsmaterial in die Untersuchungen mit einzubeziehen. Nachdem von Schweigger (1812) für *Mauremys leprosa* als Terra typica restricta Südspanien angegeben wurde, wäre dann u.U. ein neuer Name für die nordafrikanischen Formen anzuwenden. Möglicherweise ließen sich dann auch die hier als Unterartgruppen vorgeschlagenen Formenkreise eigenständigen Arten zuordnen. Diese Entscheidung soll jedoch weiteren Untersuchungen und Vergleichen, auch unter Einbeziehung von Formen aus Libyen, Tunesien, Algerien und isolierten Saharavorkommen nicht vorgreifen. Die elektrophoretischen Ergebnisse hierzu sollen dabei ebenfalls berücksichtigt werden.

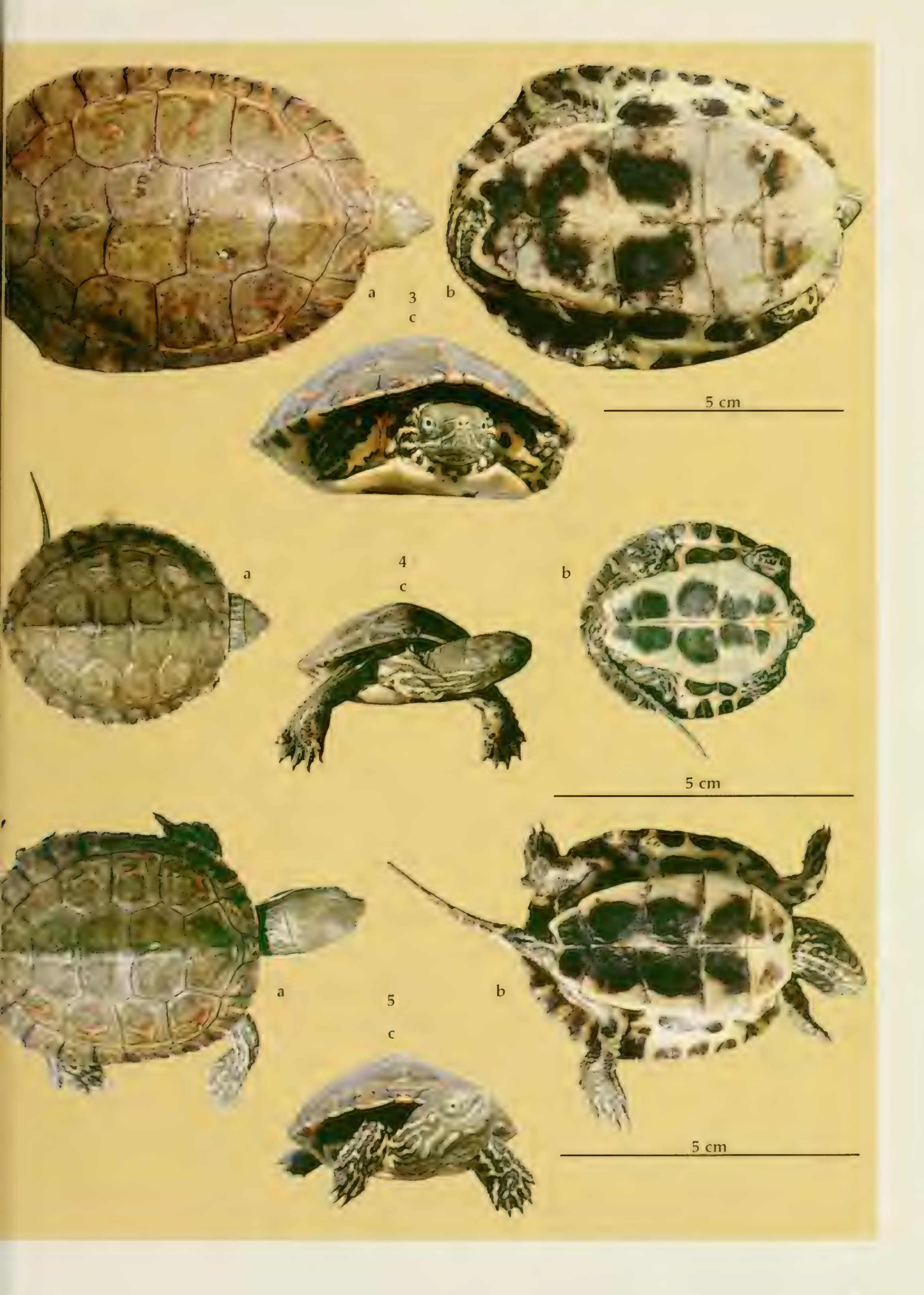


Taf. VI

Mauremys leprosa zizi, subspec. nov.

Vorkommen: Oued Ziz, Meski bis Erfoud, Süd-Marokko.
Dorsal-, Craniofrontal- und Ventralansicht.

1. Holotypus, ZSM 96/15. 2-5. Paratypen, ZSM 96/16,1-4.


a
3
b
c
5 cm
a
4
b
c
5 cm
a
5
b
c
5 cm

Tab. 1. Merkmalskombinationen diverser Färbungs- und Zeichnungsmuster der untersuchten *Mauremys leprosa* Exemplare aus Marokko

Fundorte und Sammlungsverweise	Merkmale: Carapaxschilder					Plastron					Brücke				Extremitäten					Kopf/Nacken					Größe	Bemerkungen	Taf./Fig.
	Hieroglyphen	Barren	unifarben	dunkel gesäumt	Marg./Lat.-flecken fusion.	uni schwarz	hell (Adulti!)	Ento hell	Ento+Marginalsaum hell	Ento+Marg.-+Med.saum hell	1 Fleck	2 Flecken	Axillare dkl./gefleckt	Inguinale dkl./gefleckt	netzartig	geteilt	unt. Hälfte dominant hell	1× gestreift	2× gestreift	Postokularfleck	Tympanalfleck	Streifen bis Schädel	Nacken anterior frei	Schädeldach dunkel	Carapax-Länge in mm		
Larache/ZSM																											
1996/17	0	1	0	1	1	0		0	0	0	1	0	0	1	1	0		0	0	1	(1)	do-lat.-Tymp			89.5		1/1
1996/18-1	0	(1)	0	1	1	(1)		0	0	0	1	0	0	1	1	0		(1)		1	1		1		90.0		1/2
1996/18-2	0	(1)	0	1	1	0		0	0	0	1	0	1	1	1	0			(1)	1	1		1		116.5		1/3
1996/18-3	0	(1)	(1)	1		Adulti, ausgeblichen						1	0	1	Unterseite hell					Adulti, ausgeblichen					145.5		1/4
NNE Taza																											
ZSM 96/13 HT	0	1	1	0	0	0		1	1	1-An		fus	0	1	1		1	0	0	1	1		1	1			2/1
ZSM 96/14-1	0	1	1	0	0	0		1	1	1		1	0	1	1		1	0	0	(1)	1		1	1			2/2
ZSM 96/14-2	0	1*	1	0	0	0		1	0	0		fus	0	0	1		1	0	0	1braun	1		1	1		*schwach, ungesäumt	2/3
ZSM 96/14-3	0	1*	1	0	0	0		1	1	0		fus	0	0	1		1	0	0	1braun	1		1	1			2/4
S Khenifra																											
ZSM 94/81 HT	0	1	0	0	1	0		1	1	0		1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1*			77.0	med.+dorsolat.	3/1
ZSM 94/82-1	0	1	0	0	1	0		1	1	0		1	(1)	1	0	0	0	0	1	1	1	1*			89.0	* "	3/2
ZSM 94/82-2	0	1	0	0	1	0		1	(1)	0		1	(1)	1	1	0	0	0	1	1	1	1*			91.0	* "	3/3
ZSM 94/82-3	0	1	0	0	1	0		1	1	0		1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1*			103.0	* "	3/4
ZSM 94/82-4	0	1	0	0	1	0		(1)	1	0		fus	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1*			75.0	* "	
S Marrakech																											
ZSM 94/79 HT	0	0	1	0	0	0		1	1	1(-An)		1	0	0	0	1	1	1		1	1	1			75.0		4/1
ZSM 94/80-1	0	0	1	0	0	0		(1)	1	0		fus	0	0	0	1	1	1		1	1	1*			53.0	*med.+dorsolat.	4/2
ZSM 94/80-2	0	0	1	0	0	0		1	1	0		fus	0	0	0	1	1	1		1	1	1*			68.0	* "	4/3
ZSM 94/80-3	0	0	1	0	0	0		1	1	(1)		1	0	0	0	1	1	1		1	1	1*			123.0	* lateral	4/4
ZSM 94/80-4	0	0	1	0	0	0		1	(1)	1(-An)		1	0	0	0	1	1			1					54.0		4/5

Tab. 1. (Fortsetzung)

Fundorte und Sammlungsverweise	Merkmale																							Größe	Bemerkungen	Taf. Fig.
	Carapaxschilder					Plastron					Brücke				Extremitäten					Kopf/Nacken						
	Hieroglyphen	Barren	unifarben	dunkel gesäumt	Marg./Lat.-flecken fusion.	uni schwarz	hell (Adult!)	Ento hell	Ento+Marginalsaum hell	Ento+Marg.-+Med.saum hell	1 Fleck	2 Flecken	Axillare dkl./gefleckt	Inguinale dkl./gefleckt	netzartig	geteilt	unt. Hälfte dominant hell	1x gestreift	2x gestreift	Postokularfleck	Tympanalfleck	Streifen bis Schädel	Nacken anterior frei	Schädeldach dunkel	Carapax-Länge in mm		
Agadir																											
ZFMK 52971	0	(1)	0	0	0	0		1	1	1(-An)		1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1*			72.0	*lateral	
ZFMK 52347	0	(1)	(1)	0	0	0		1	1	0		fus	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1*			62.0	med.+lat	
ZFMK 52348	0	(1)	(1)	0	0	0		1	1	0		1	0	0	0	1	1	1	0	1	1				45.0		
Oued Ziz																											
ZSM 96/15 HT	1	0	0	0	0	0		1	1	1-An		1	1	1	1		0	0	0	1	0	1			65.0		
ZSM 96/16-1	1	0	0	0	0	0		1	1	1-An		1	1	1	1		0	0	0	1	(1)	1			51.0		6/1
ZSM 96/16-2	1	0	0	0	0	0		1	1	1-Fem		1	0	1	1		1	0	0	1	0	1*			87.0	*dorsolateral	6/2
ZSM 96/16-3	1	0	0	0	0	0		1	1	1		fus	1	1	1		0	0	0	1	0	1			37.5		6/3
ZSM 96/16-4	1	0	0	0	0	0		1	1	0		1	(1)	1	1		0	0	0	1	0	1*			47.5	*med.+dorsolat.	6/4
ZSM 96/16-5	1	0	0	0	0	0		1	1	1-An		1	1	1	1		1	0	0	1	0	1			62.1		6/5
ZSM 96/16-6	1	0	0	0	0	0		1	1	(1)		1	0	1	1		0	0	0	1	0	1*			70.5	*med.+dorsolat.	
ZSM 96/16-7	1	0	0	0	0	0		1	1	1-An		1	1	1	1		1	0	0	1	0		1		72.0		
ZSM 96/16-8	1	0	0	0	0	0		1	1	(0)		1	0	1	1		0	0	0	1	0		1		84.2		
ZSM 96/16-9	1	0	0	0	0	0		1	1	0		1	0	1	1		0	0	0	1	0	1*			67.5	*med.+dorsolat.	
Goulmime																											
ZSM 93/200 HT	1	0	0	0	0	0		1	1	1-An	0	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1			86.0		5/1
ZSM 93/201-1	1	0	0	0	0	0		1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1			37.0		5/2
ZSM 93/202-2	1	0	0	0	0	0		1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1			39.0		5/3
ZSM 93/202-3	1	0	0	0	0	0		1	1	1-An	0	1	0	(1)	0	1	1	1	0	1	0	1			53.0		5/4
ZSM 93/202-4	1	0	0	0	0	0		1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1			72.0		5/5
ZSM 93/202-5	1	0	0	0	0	0		1	1	1-An	0	1	0	(1)	0	1	1	1	0	1	0	1			73.0		5/6

Besiedlungen Nordafrikas vom europäischen Festland aus werden u.a. in Schleich et al. (1996) diskutiert. Nach jetzigem Kenntnisstand ergäbe sich dabei die Möglichkeit zu einer Besiedlung von Ostafrika über Kleinasien im Untermiozän und Obermiozän. Es erscheint dabei wahrscheinlich, daß eine Separation südlich des Atlasorogen mit saharischem Einfluß gegenüber den nördlich gelegenen Populationen erfolgte, die der Atlas-Postorogenese zeitlich entsprechen müßte. Ferner nehme ich eine weitgehend pluvialzeitliche Ausbreitung von *Mauremys* gebunden an ehemalige Gewässer(-netze) und begrenzt durch Wasserscheiden und geographische Barrieren wie Trockengebiete, Hochlagen und Gebirgszüge an mit nachfolgender junger, u.U. noch anhaltender Merkmalsseparation im Quartär.

Untersuchte Merkmale sensu Busack & Ernst (1980) zur Artabtrennung gegenüber *M. caspica*

Carapax-Länge, -Breite, -Höhe, Marginaliabreite, Brückenlänge, Plastron-Länge, Schädelbreite, Prä- und Postcloakallänge.

Unterschiede zwischen *Mauremys leprosa*, *M. caspica rivulata* und *M. caspica caspica* ergeben sich nach Busack & Ernst (S. 255) aus ihrer Protein-Zusammensetzung (Merkle 1975), Panzer- und Schädelform, dem Index aus allometrischer Relation von Schädelbreite zu Plastronlänge, bei ♂♂ aus dem Index aus Präcloakallänge/Plastronlänge und Prä-/Postcloakallänge sowie Schädelbreite und Postcloakallänge. Bei ♀♀ zeigen sich deutliche Unterschiede in Carapaxbreite/Plastronlänge, Carapaxhöhe und Postcloakal/Plastronlänge.

Für die Färbungsmerkmale wird (op. cit.) gelbbraun bis oliv, mit großen, schwarz gesäumten, gelb bis orangefarbenen Flecken auf jedem Schild angegeben. Dazu kommt eine Reihe von Längsstreifen, die einen unterbrochenen Dorsomedianstreifen bilden. Am gelben Plastron hat *Mauremys leprosa* einen großen, dunklen, zentralen Fleck, manchmal mit gelbem Ventromedianstreifen. Die Nackenstreifen passieren oberhalb des Tympanums und reichen bis zum Auge. Ein häufig unvollständiger, gelber Ring umrandet das Tympanum, wobei eine gelbe Linie vom Nacken zum Mundwinkel reicht und über dem Maxillare zur Mitte der Schnauzenspitze zieht. Ein gelber Ocellus findet sich – manchmal mit dem Tympanum verbunden – zwischen Tympanum und Orbit.

Weiter erwähnen die Autoren, daß juvenile *M. leprosa* von Tunesien und Libyen sich in der Plastronzeichnung von jenen aus Spanien, Marokko und Algerien unterscheiden. Juveniles bis zu 110 mm aus Spanien, Marokko und Algerien unterschieden sich dabei in zentralen dunklen, großflächigen Plastronflecken, die von einem gelben Saum umgeben sind. Exemplare von Tunesien und Libyen hingegen erfahren einen starken Pigmentverlust im Bereich von Gularia, Humeralia und in der vorderen Pectoraliahälfte. Von 76 untersuchten Tieren aus dem westlichen Verbreitungsgebiet besaßen 67 Tiere eine weitgehende dunkle Pigmentierung, gegenüber nur 9 Tieren mit reduzierter Pigmentierung. In Tunesien und Libyen hingegen ergab sich bei 43 untersuchten Tieren eine reduzierte Pigmentierung bei 40 gegenüber nur 3 stärker pigmentierten.

Aus den vorliegenden eigenen Untersuchungen lassen sich folgende Hypothesen zur Diskussion stellen: Möglicherweise können weitere endemische Formenkreise besonders in seit längerer geologischer Zeit abgetrennten Lebensräumen, wie z.B. isolierten Wassereinzugsgebieten oder auch Oasen, erwartet werden. Auf alle Fälle ist weiteres Material notwendig, um die phylogenetischen Zusammenhänge deutlich aufzuzeigen. Besonders interessant ist der Umstand, daß adulte ♀♀ am ehesten und vollständigsten Farb- und Zeichnungsverluste erleiden, weniger die ♂♂. Juveniles zeigen die attraktivsten Farb- und Zeichnungsmuster. Dies könnte so gedeutet werden – vorausgesetzt, interspezifischer Selektionsdruck wird ausgeschieden und es wird postuliert, daß sich die diversen Varianten mit wahrscheinlich pleistozäner Isolierung auf ihre jetzigen Verbreitungsgebiete weiterentwickelt, bzw. deren Muster sich manifestiert haben – daß die spezifische Färbung Juveniles vor Kannibalismus schützt, adulte ♂♂ mit noch erhaltener Färbung gegenseitig, aber auch für die ♀♀ leichter erkennbar sind, und adulte ♀♀ durch Verblassen und geringere optischer Auffälligkeit mehr vor Nachstellungen der ♂♂, aber auch der Prädatoren geschützt sind. Nach eigenen Erfahrungen mit Beobachtungen an freilebenden Tieren in Südspanien kann auch vermerkt werden, daß Exemplare ohne oder mit nur geringem Sonnenschutz in voll strahlenexponierten Tümpeln eher zum Pigmentverlust tendieren.

Danksagung

Meinem Reisepartner, Herrn G. Wester (Landshut), wie auch meinen Söhnen Benjamin und Korbinian möchte ich für ihre geduldige und ausdauernde Mithilfe bei der Feldarbeit danken. Ohne ihr Beisein wäre manches nicht verwirklichbar gewesen. Herr K. Dossow (München) fertigte die Textabbildungen. Dankend erwähnen möchte ich auch die Unterstützung der Herren Dr. G. Guex, Dr. N. Helfenberger (Zürich) und Dr. R. Günther (Berlin) für die Probenkonservierung zu späteren elektrophoretischen Untersuchungen.

Literatur und weiterführendes Schrifttum

Bons, J. 1973. Herpétologie Marocaine II. Origines d'Évolution et particularités du peuplement erpétologique du Maroc. – Bull. Soc. Sci. Nat. Phys. Maroc **53**(1/2): 63-110

Bour, R. & A. Dubois 1986. Nomenclature ordinale et familiale des Tortues (Reptilia). Note complémentaire. – Bull. Mens. Soc. Linnéenne Lyon **55**(3): 87-90

Busack, S. D. & C. H. Ernst 1980. Variation in Mediterranean populations of *Mauremys* Gray 1869 (Reptilia, Testudines, Emydidae). – Ann. Carnegie Mus. Natur. Hist. **49**: 251-264

Combescot, C. 1954. Sexualité et cycle génital de la tortue d'eau algérienne, *Emys leprosa*. – Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord **6**: 366-377

Doumergue, F. 1901. Essai sur la faune erpétologique de l'Oranie. – Imp. Typogr. Fouque Oran, 404 pp.

Ernst, C. H. & R. W. Barbour 1989. Turtles of the World. – Smithson. Inst. Press, Washington, London, 313 pp.

Fritz, U. 1993. Zur innerartlichen Variabilität von *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758). 3. Zwei neue Unterarten von der Iberischen Halbinsel und aus Nordafrika, *Emys orbicularis fritzjuergenobsti* subsp. nov. und *E. o. occidentalis* subsp. nov. – Zool. Abh. Mus. Tierk. Dresden **47**(11): 131-155

Gerstmeier, R. 1990. Marokko – Landschaften, Tiere, Pflanzen. – Landbuch Verlag, Hannover, 128 S.

Gray, J. E. 1869. Description of *Mauremys laniaria*, a new freshwater tortoise. – Proc. Zool. Soc. London 1869: 499-500

Hediger, H. 1935. Herpetologische Beobachtungen in Marokko. – Verh. Naturf. Ges. Basel **46**: 1-49

– – 1937. Herpetologische Beobachtungen in Marokko II: Zur Herpetofauna der Umgebung von Ouezzan und Tanger. – Verh. Naturf. Ges. Basel **48**: 183-192

Iverson, J. B. 1992. A Revised checklist with distribution maps of the turtles of the world. – Privately printed, Richmond, 363 pp.

– – & W. McCord 1994. Variation in East Asian Turtles of the Genus *Mauremys* (Bataguridae; Testudines). – J. Herpet. **28**(2): 178-187

Lortet, L. 1887. Observations sur les tortues et paludines du bassin de la Méditerranée. – Archiv. Mus. Natur Lyon **4**: 1-26

Le Berre, M. 1989. Faune du Sahara. 1. Poissons-Amphibiens-Reptiles. – Paris, 332 pp.

Loveridge, A. & E. E. Williams 1957. Revision of the African tortoises and turles of the suborder Cryptodira. – Bull. Mus. Comp. Zool. **115**: 163-557

Meek, R. 1987. Aspects of the population ecology of *Mauremys caspica* in North West Africa. – Herp. J. **1**: 130-136

Merkle, D. A. 1975. A taxonomic analysis of the *Clemmys* complex (Reptilia: Testudines) using starch gel electrophoresis. – Herpetologica **31**: 162-166

Mosauer, W. 1934. The reptiles and amphibians of Tunisia. – Univ. Calif. Los Angeles Publ. Biol. Sci. **1**: 46-63

Papenfuss, T. J. 1969. Preliminary Analysis of the Reptiles of Arid Central West Africa. – Wasmann J. Biol. **27**: 249-325

Pasteur, G. & J. Bons 1960. Catalogue des reptiles actuels du Maroc. Revisions des formes d'Afrique, d'Europe et d'Asie. – Trav. Inst. Sci. Chérifien, (sér. zool.) **21**: 1-134

Schleich, H. 1981. Die Jungtertiären Schildkröten Süddeutschlands unter besonderer Berücksichtigung der Fundstelle Sandelzhausen. – Cour. Forsch. Inst. Senck. **48**: 1-372

– – , Kästle, W. & K. Kabisch 1996. Amphibians and Reptiles of North Africa. – Koeltz, Königstein, 630 pp.

Schoffeniels, E. & R. R. Tercafs 1966. Adaptation d'un reptile marin, *Caretta caretta* L. á l'eau douce et d'un reptile d'eau douce, *Clemmys leprosa* L. á l'eau de mer. – Ann Soc. R. Zool. Belg.

Schweigger, A. F. 1812. Prodromus Monographiae Cheloniorum. – Arch. Naturwiss. Math. Königsberg **1**: 271-368, 406-458

Schweiger, M. 1992. Herpetologische Beobachtungen im Gebiet von Ouarzazate (Marokko). – Herpetozoa **5**(1/2): 13-31

Wermuth, H. & R. Mertens 1961: Schildkröten, Krokodile, Brückenechsen. – Fischer Verlag, Jena, 422 S.

Werner, F. 1929. Wissenschaftliche Ergebnisse einer zoologischen Forschungsreise nach Westalgerien und Marokko. I. Einleitung. – Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien, Math.-Naturw. Kl., Abt. I, **138**(1/2): 1-35

– – 1931. Ergebnisse einer zoologischen Forschungsreise nach Marokko. I. Einleitung und Reisebericht. – Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien, Math.-Naturw. Kl., Abt. I, **140**: 235-257

– – 1931. Ergebnisse einer zoologischen Forschungsreise nach Marokko. II. Amphibien und Reptilien. – Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien, Math.-Naturw. Kl., Abt. I, **140**(2): 271-318

SPIXIANA	Supplement 22	61-119	München, 01.11.1996	ISSN 0177-7424	ISBN 3-931516-12-1

Catalog and bibliography of Neotropical and Mexican Chironomidae

(Insecta, Diptera)

By **Martin Spies** and **Friedrich Reiss**

Spies, M. & F. Reiss (1996): Catalog and bibliography of Neotropical and Mexican Chironomidae (Insecta, Diptera). – Spixiana Suppl. **22**: 61-119

A comprehensive inventory of Chironomidae from the Neotropical faunal region is provided, closing the last remaining gap in coverage of the world by similar treatments. The catalog contains 709 validly named species and 155 validly named genera in 10 subfamilies. The distribution of genus and species numbers among subfamilies is given, and compared to other world regions.

A detailed commentary on individual taxa explains taxonomic background, problems, and solutions proposed by the authors. Nomenclatural changes are made as follows. Replacement names: *Chironomus joni*, nom. nov. for *Chironomus jonmartini* Sublette & Sasa; *Cricotopus currani*, nom. nov. for *Cricotopus insolitus* Curran; *Tanypus lenzi*, nom. nov. for *Pelopia marginata* Lenz. A lectotype is designated for the latter species. New generic placements: *Axarus ochros* (Walley in Curran), comb. nov.; *Cryptotendipes daktylos* (Walley in Curran), comb. nov.; *Phaenopsectra magellanica* (Edwards), comb. nov.; *Rheotanytarsus meridionalis* (Johannsen), comb. nov.; *Rheotanytarsus pela* (Roback), comb. nov.; *Tanytarsus breda* (Roback), comb. nov.; *Thienemanniella costalis* (Edwards), comb. nov. Elevations to species level: *Tanypus elongatus* Kieffer, stat. nov. and *Tanypus transversalis* Kieffer, stat. nov. New synonymy: *Chironomus xanthus* Rempel is the senior synonym of both *Chironomus domizii* Paggi, syn. nov. and *Chironomus sancticaroli* Strixino & Strixino, syn. nov.

The correct name for the Palaearctic type species of *Brillia* Kieffer is *Brillia bifida* (Kieffer), since *Chironomus modestus* Meigen, 1830, is a junior primary homonym of *Chironomus modestus* Say, 1823.

A complete bibliography is given, comprising all references known to the authors as containing information relevant to Neotropical Chironomidae.

Martin Spies, Schrämelstr. 151, D-81247 München, Germany.
E-mail: spies@zi.biologie.uni-muenchen.de
Dr. Friedrich Reiss, Zoologische Staatssammlung, Münchhausenstr. 21, D-81247 München, Germany.

Resumen

Se presenta un inventorio completo de los Chironomidae de la región zoogeográfica neotropical, cerrando así el último vacío mundial respecto a tratamientos similares. El catálogo contiene 709 especies con nombres válidos y 155 géneros válidos en 10 subfamilias. Se indica la distribución de números de especies y géneros en las subfamilias, la que se compara con otras partes del mundo.

Un comentario detallado sobre algunos taxa particulares explica el fondo taxonómico, los problemas y las soluciones propuestas por los autores. Cambios de nomenclatura han sido hechos como indica lo siguiente. Nombres de reemplazo: *Chironomus joni*, nom. nov. para *Chironomus jonmartini* Sublette & Sasa; *Cricotopus currani*, nom. nov. para *Cricotopus insolitus* Curran; *Tanypus lenzi*, nom. nov. para *Pelopia marginata* Lenz. Para la última especie ha sido designado un lectotipo. Nuevas posiciones genéricas: *Axarus ochros*

(Walley en Curran), comb. nov.; *Cryptotendipes daktylos* (Walley en Curran), comb. nov.; *Phaenopsectra magellanica* (Edwards), comb. nov.; *Rheotanytarsus meridionalis* (Johannsen), comb. nov.; *Rheotanytarsus pela* (Roback), comb. nov.; *Tanytarsus breda* (Roback), comb. nov.; *Thienemanniella costalis* (Edwards), comb. nov. Elevaciones a nivel de especie: *Tanypus elongatus* Kieffer, stat. nov., y *Tanypus transversalis* Kieffer, stat. nov. Sinonimía nueva: *Chironomus xanthus* Rempel es el sinónimo más antiguo para las dos especies *Chironomus domizii* Paggi, syn. nov., y *Chironomus sancticaroli* Strixino & Strixino, syn. nov.

El nombre correcto para la especie paleárctica tipo de *Brillia* Kieffer es *Brillia bifida* (Kieffer), porque *Chironomus modestus* Meigen, 1830, es un homonimo primario de *Chironomus modestus* Say, 1823.

Se dá una bibliografía completa que presenta todas las referencias conocidas a los autores, que contienen informaciones relevantes para quironómidos neotropicales.

Resumo

Um inventário abrangente de Chironomidae da região faunística neotropical é apresentado preenchendo o último vazio em termos mundiais, tratando-se de trabalhos similares. O catálogo contém 709 espécies com nomes válidos em 155 gêneros com nomeação válida em 10 subfamílias. É dada a distribuição do número de gêneros e espécies nas subfamílias e comparada com outras regiões do mundo.

São feitos comentários detalhados sobre alguns taxa que explicam bases taxonômicas, problemas e soluções propostas pelos autores. São propostos novos nomes: *Chironomus joni*, nom. nov. para *Chironomus jonmartini* Sublette & Sasa; *Cricotopus currani*, nom. nov. para *Cricotopus insolitus* Curran; *Tanypus lenzi*, nom. nov. para *Pelopia marginata* Lenz. O lectótipo é designado para a última espécie. São feitas novas combinações: *Axarus ochros* (Walley em Curran), comb. nov.; *Cryptotendipes daktylos* (Walley em Curran), comb. nov.; *Phaenopsectra magellanica* (Edwards), comb. nov.; *Rheotanytarsus meridionalis* (Johannsen), comb. nov.; *Rheotanytarsus pela* (Roback), comb. nov.; *Tanytarsus breda* (Roback), comb. nov.; *Thienemanniella costalis* (Edwards), comb. nov. São elevados a nível de espécie: *Tanypus elongatus* Kieffer, stat. nov., e *Tanypus transversalis* Kieffer, stat. nov. Novas sinonímias: *Chironomus xanthus* Rempel é sinônimo sênior de ambos *Chironomus domizii* Paggi, syn. nov., e *Chironomus sancticaroli* Strixino & Strixino, syn. nov.

O nome correto para a espécie-tipo paleártica do gênero *Brillia* Kieffer é *Brillia bifida* (Kieffer), porque *Chironomus modestus* Meigen, 1830, é um homônimo júnior primário de *Chironomus modestus* Say, 1823.

Uma lista bibliográfica completa é apresentada, contendo todas as referências conhecidas pelos autores com informações relevantes sobre Chironomidae neotropicais.

Contents

1 General information

1.1 Introduction

Motivation. Any research in taxonomy – as well as in disciplines depending on solid taxonomic foundations, such as ecology, phylogeny, and biogeography – requires at its beginning an up-to-date and comprehensive inventory of the available information on a relevant scale: at global, continental, or lower geographic levels.

For the Chironomidae, the Neotropical faunal region – comprising the Caribbean, Central and South America – until now was the last major part of the world, for which the above prerequisite had not been met. Ashe et al. (1987) provide numbers of genera and species by subfamily for six major biogeographic regions including the Neotropics, and give presence/absence records by genera, but presentation of data at the individual species level was beyond the scope of their work. Beginning in 1966, an attempt at taking stock of South American Diptera was made – edited by N. Papavero – resulting in separately published treatments of most families (e.g. Wirth 1974). However, this series has since ceased short of completion, and without a volume on the Chironomidae. The only continent-wide listing of species in this family was Hunter's (1900) "Catalogue of the Diptera of South America", but that appeared more than half a century before the first systematic, long-term studies began to reduce a knowledge deficit which, relative to other continents, had been growing for decades.

To close this gap, the present authors – building on a long-standing tradition of work at the Zoologische Staatssammlung which has resulted in voluminous collections of museum-quality specimen and reference materials – are here undertaking to provide the first modern-day inventory on Neotropical Chironomidae.

In the southern Americas especially, recent years have brought about increased interest and activities concerning this family of insects and its importance in aquatic ecology, water quality issues, biodiversity, etc. It is the hope of the authors that in all such fields the documentation presented here will serve at the same time as practical tool and reference guide, both aiding and stimulating further research.

Concept. Reliable knowledge of the chironomid fauna in the Neotropical region still has to be considered as comparatively poor (compare chapter 1.2). Hundreds of undiscovered species can be expected to exist, and most genera and higher categories will await revision for some time to come. When working with specimens in detail there is, therefore, still no substitute for direct encounters with the primary taxonomic literature.

Under these circumstances, and looking at the present work primarily as a gateway to those sources, we have felt it both necessary and justifiable to not include all types of data considered in comparable previous publications, in order to render the practical use of the present one as easy as possible. Specifically, Ashe's (1983) "A catalogue of chironomid genera and subgenera..." constitutes an easily accessible and indispensable recent reference to chironomid taxonomy at the genus-group level. Therefore, the present work, rather than repeating a large volume of such data, frequently refers the reader to Ashe (op. cit.), unless any part of the information given there requires emendation.

Scope. As reflected in the title, by including all information on the chironomid fauna of Mexico the area covered here has been extended beyond the previously drawn limits of the Neotropical region, creating a slight overlap with the current Nearctic catalog (Oliver et al. 1990, Oliver & Dillon 1994). Since the exact course of the regional boundary is not defined on a small scale, considering this country in its entirety avoids potentially erroneous exclusions and tedious attempts to exactly identify each reported Mexican study site and its proper biogeographic affinity.

The Bermuda Islands Chironomidae are not covered by the Nearctic catalog (op. cit.), and are also excluded here. See Woodley & Hilburn (1994) for a listing of relevant records.

In all other cases, the geographic scope of this study has been limited to match the boundaries established in the available treatments of neighboring regions (Afrotropical region = AF: Freeman & Cranston 1980; Antarctica and subantarctic islands = ANT: Evenhuis 1989; Australasia and Oceania = AU: Cranston & Martin 1989). In detail, this excludes the Florida Keys (see Nearctic catalog = NE: op. cit.), Easter Island and Sala y Gomez (see AU), as well as South Georgia and other subantarctic lands (see ANT). Included are (if records are available) all other island groups between the Eastern Pacific Ridge to the West of the Central and South American mainlands, and the Midatlantic Ridge to the East.

Within the above geographic limits, the present work is integrating all the applicable information available to the authors up to 30 September, 1996. However, fossil or subfossil (e.g. amber) forms are not treated here. Evenhuis (1994) provides an excellent global reference to such taxa.

The first author is maintaining databases for all information relevant to the contents of this work. Updates to the catalog lists and bibliography are intended to be produced at intervals dependent on taxonomic turnover. Readers are kindly requested to report additions, errors, etc. to help improve future editions.

Structure. Where necessary, each of the chapters in the present work contains its separate introductory section providing explanations to the respective organization and presentation of the data.

The taxonomic information (section 2) is divided into three sub-chapters: First, there is the main catalog containing those entries relating to records of named species. A second listing gives information on genera only known from the Neotropics through records of unnamed species. In the third chapter we offer a taxonomic commentary to explain historic background, problems, and our proposed solutions.

The bibliographic section 3 integrates those titles we have verified as pertaining to Neotropical Chironomidae with all other references cited in this publication.

1.2 Results overview

With the discovery of *Buchonomyia brundini* in Costa Rica, 10 of the 11 currently recognized subfamilies of Chironomidae have now been documented as occurring in the Neotropics. Still absent are only the Usambaromyiinae (Andersen & Sæther 1994), so far exclusively recorded from the Afrotropical region. As far as is known, this result places the southern Americas at the top of all biogeographic regions by subfamilial diversity.

The presently known quantitative composition of the Neotropical chironomid fauna, and the respective contributions of each subfamily are given in table 1.

A comparison with table 3 of Ashe et al. (1987) shows that over the last decade the number of recorded genera has risen sharply (1987: 109 genera), and the species number has almost doubled (1987: 369 species). With worldwide total numbers of chironomid genera ranging around 307 (Ashe et al. 1987) to 355 (Ashe 1983), the present catalog contains just under 50 %. However, more than one third of the genera recognized here could not be identified with the highest degree of taxonomic certainty (table 1, columns 2+3). Similarly, nearly 15 % of the listed species had to be categorized as nomina dubia. On the other hand, the number of names placed in synonymy appears to be relatively low. All of these results are most likely the

Table 1. Numbers of Neotropical chironomid genera and species, and percentage shares of the species total, by subfamilies.

Subfamilies	Genera				Species				
	with named species	without named species	dubia	sub-totals	certae sedis	un-placed valid	dubiae	sub-totals No.	sub-totals %
Aphroteniinae	1	1	–	2	2	–	–	2	0.3
Buchonomyiinae	1	–	–	1	1	–	–	1	0.1
Chilenomyiinae	1	–	–	1	1	–	–	1	0.1
Chironominae	46	13	1	60	279	7	47	333	47.0
Diamesinae	6	–	–	6	13	–	–	13	1.8
Orthocladiinae	33	12	2	47	95	20	14	129	18.2
Podonominae	5	–	1	6	81	–	1	82	11.6
Prodiamesinae	–	2	–	2	–	–	–	–	–
Tanypodinae	15	11	–	26	74	15	17	106	15.0
Telmatogetoninae	3	–	–	3	12	–	–	12	2.0
subfam. unknown	–	–	1	1	–	7	23	30	4.2
Totals	**111**	**39**	**5**	**155**	**558**	**49**	**102**	**709**	

consequences of a later onset and historically low density of modern taxonomic endeavours in the Neotropics. They also point out the extents of progress in our knowledge of this fauna, both that recently made and those yet to be expected.

On the level of subfamilies, only the Chironominae, Orthocladiinae, and Tanypodinae have been affected by large-scale additions.

The Chironominae show by far the most dramatic additions, and are expected to continue gaining in similar fashion. The recently published revision of *Polypedilum* from the Amazon region (Bidawid & Fittkau 1996, Bidawid-Kafka 1996) has pushed the number of Neotropical species in that genus from 13 to 64, with the latter figure constituting more than 10 % of all indubitable species listed in this catalog. In terms of proportions of the total species number, the Chironominae have now reached the range of percentages with which they are represented in other world regions containing tropical areas.

Although absolute numbers of Neotropical Orthocladiinae taxa – as compared to 1987 levels – have increased considerably, the subfamily proportion has fallen to the lowest percentage computed for any region. The Podonominae, while also relatively losing points due to the large gains in Chironominae taxa, still remain at highest world levels, rivalled only by their Australasian relatives. The Tanypodinae, with an increase greater than 100 % of the 1987 species number, remain well within the percentage range set by the other continental faunas.

Interestingly, the subfamilies Aphroteniinae, Diamesinae, and Podonominae, for which Brundin (1966) provided detailed Neotropical treatments, have seen almost no changes over the thirty years following their revision. It is quite possible, then, that the recent changes in and present proportions of, for example, the Chironominae and Orthocladiinae are significantly influenced by the respective taxonomic attention the subfamilies have historically received, and not just by their representation in the fauna. More importantly, in the view of the present authors this "lasting value" of Brundin's work clearly shows the most promising way toward a comprehensive taxonomy of Neotropical Chironomidae: genus group level revisions on a larger than local geographic scale, with specific attention to phylogenetic and zoogeographic issues.

1.3 Acknowledgements

The foundation of this work, the bibliographic database, has been immensely strengthened through the help of numerous library personnel, who have to be thanked here in one anonymous sweep.

Several colleagues also helped with obtaining or evaluating literature. Thanks for that go to Dr. C. De la Rosa, Prof. E. J. Fittkau, Dr. S. Frommer, Dra. M. Marchese, Ms. M. Messias, Prof. S. J. de Oliveira, Dra. A. C. Paggi, Dr. G. S. Robinson, Ms. L. Stur, and Ms. S. Wiedenbrug.

Prof. O. Krauss helped clarify several details regarding interpretation of individual ICZN articles.

For the translations of the abstract, the authors are grateful to Dr. J. Diller, and Ms. S. Wiedenbrug.

Dr. P. S. Cranston gave very much appreciated, constructive comments on the draft manuscript, and provided bibliographic assistance as well.

Prof. J. E. Sublette and Prof. S. J. de Oliveira unselfishly allowed us to use unpublished data of theirs, and further helped with productive discussions of taxonomic issues, as did Dr. P. Ashe and Prof. O. A. Sæther.

Special thanks are due Prof. G. Haszprunar, director of the Zoologische Staatssammlung, Munich, for kindly granting the first author the full use of ZSM facilities, as well as some financial support for part of this work.

Last, but not least, the authors are sincerely grateful to the Freunde der Zoologischen Staatssammlung München e.V. (friends of the ZSM), for the opportunity to publish in this special forum, and for financing the printing.

2 Taxonomy

2.1 Main catalog

Classification. To reduce the number of individual lists to be surveyed when looking for particular taxa, the systematic categories used to sort entries have been restricted to subfamily, genus, species, and subspecies. Introducing further separations at the tribal and subgeneric levels would have spread the data to an unproductive number of different subheadings. Moreover, the subgeneric position of many species is uncertain at this time.

Where necessary within any category, the listing of all definitively placed entries is followed by additional subheadings in the order of decreasing taxonomic precision: 1. Unplaced valid taxa, 2. Nomina dubia, 3. Invalid names, 4. Unavailable names. Taxonomic status was evaluated according to the International Code of Zoological Nomenclature (ICZN 1985). Although it is never possible for everybody to agree 100 % with a large body of regulations such as the Code's, the cataloging of taxa for a major world region is not meaningful without an international standard. And the ICZN is at present the only generally recognized guideline available.

Under each subheading, items are given in alphabetical order of the respective first names appearing in the entries. For example, taxa placed under "Nomina dubia" at the subfamily level are not sequenced strictly by species, but first by their presently valid genus (and subgenus) names.

As the criterion to separate "unplaced valid" names and nomina dubia (validly published, but of uncertain usage) we employed the information available on the taxon's type material. If there is solid evidence from whatever source that comparison with such a specimen standard is possible, we feel that not even the lack of adequate published descriptions justifies placing the name in doubt. On the other hand, unless there is at least one correctly identified true autapomorphy, many chironomid descriptions examined for this catalog – including some rather detailed ones – would not establish unmistakeable identity of a species if its type material was unavailable or incomplete.

Generally – in accordance with the scientific principle of reproducibility, one of the ideas behind the International Code – the authors wish to reemphasize the type concept as one of the major pillars of taxonomic work. As the reader may derive from the accompanying commentary (chapter 2.3), practically all the cases of major instability in chironomid nomenclature encountered in our study result from historic taxonomic actions taken without due examination of type specimens.

In any instances of conflict between different regulations of the Code we have favored nomenclatorial stability over other principles (e.g. priority).

The present chapter is concluded with a list of Neotropical taxa which at some time in the past were erroneously placed under Chironomidae, but have since been transferred to other families.

Entry format. As in the following example, each genus entry line with the name, author(s), date, and page number is, where applicable, followed by information on nomenclature, the type species, variant spellings, and generic synonyms.

Example: entry at the genus level

Genus ***Genera*** Author, 19xx: yy.

Repl. name for *Genus* Author, 18xx (preocc. by Author, 17xx). Type sp.: *G. neotropicus* Author, 18xx: yy (orig. des.). Incorr. subseq. spelling: "Gennera".

However – to avoid space-consuming repetitions – the reader is referred to the page number in Ashe's (1983) "A catalogue of chironomid genera and subgenera..." for all those data given there which do not require emendation. Only the names of generic synonyms actually used in the Neotropical literature are again recorded. Analogously, publications of originally extralimital genus descriptions without any Neotropical information have NOT been included in our reference list. Most such citations are also available in Ashe (1983).

A species entry (see example below) begins with the name in its correct spelling. The presently assigned genus name is only leading off this line, if the species has not been definitively placed. The subsequent information on author, date, and page number of the relevant publication is set within brackets if the species was originally established in a different genus. In such cases – after any necessary nomenclatorial notes (e.g. "comb. nov.") – the name of the original genus is attached in brackets, separated from the preceding data by a semicolon.

The use of brackets has been maintained not only for formal reasons, but because they can be helpful in data surveys such as name comparisons for homonyms, etc.

Example: entry at the species level

specificum (Author, 18xx: yy) [nec Author & Author, 19xx (jun. prim. homonym)]; *(Genus)*. M, F, P. Type loc. not given; Country A (Island group), Country B, Other world regions. Jun. syn.: *Genus species* Author, 19xx: yy.

Next in each species entry, the life stages described in the original paper are given in the order in which they appeared there (for abbreviations see appendix, chapter 4.2). Then, the known distribution is listed as: present-day country harboring the type locality; further countries in alphabetical order, abbreviations for any other major biogeographic regions inhabited by the species.

Where necessary, the entry continues with information on variant spellings, and synonyms. Finally, if the taxonomic commentary (chapter 2.3) contains discussions pertinent to the species in question, a reference is indicated by the character sequence !C!, followed by the running number(s) of the relevant commentary item(s), for example: !C! 20.

Typographics. Typesettings in ***boldface italics***, conveying the most prominent typographical status in this chapter, have been reserved exclusively for the individual catalog entry occurrences of those verified Neotropical taxa names, which are here considered both valid and of defined (not dubious) usage.

Additional quotes of such names (e.g. in type species information), as well as the names of junior synonyms, extralimital valid species, nomina dubia, and invalid but available names (junior homonyms) have been set in *regular italics*.

Unavailable names (nomina nuda, incorrect spellings) are shown as "normal typeface", between quotation marks, to avoid their confusion with workable taxonomic entities.

Nomenclature. Spellings of species names have been changed as mandated by the ICZN, for example to match the gender of the associated genus name. However, some formally required changes may have been overlooked, because gender determinations are sometimes difficult, as are evaluations of adjectival status for species names.

Previous spellings prior to gender suffix changes made in this catalog are only specifically signalled in species entries where otherwise misunderstandings appeared likely (e.g. with *ruber* replacing *rubrum*, but not under *alaskense* for *alaskensis*).

Taxonomic references. Within each taxon entry, the first bibliographic information given relates to the publication to which the current name is credited. Where necessary, any additional works (e.g. a preceding one resulting in a nomen nudum) are mentioned either immediately attached (see above example: entry at the species level), or in a corresponding commentary item.

For citations of genus descriptions from extralimital material the reader is referred to Ashe (1983), and such titles are not included in the present bibliography.

In cases of authors with multiple name variations appearing in the literature (e.g. Strixino, S. T., and Trivinho Strixino, S.), each individual citation follows the name version used in the respective relevant publication. For additional explanations on the presentation of authors' names, as well as on publication dates, see the introduction to chapter 3.

Geographic data. Distributional records have been assigned to countries to the best of our knowledge regarding political boundaries as of 1996. The authors view these data merely as tools to answer scientific questions, with absolutely no political implications to be inferred.

With the exception of island (group) names no state, province, or regional listings have been included, in order to not overload entries with details.

The symbol + in front of a distributional listing signifies a previously unpublished record. The source of the new information is given in brackets immediately after the country name. Such data have been derived from material holdings at ZSM, from personal communications of colleagues, as well as from theses and other "grey" literature. Although the latter do not carry the power for taxonomic validity in the sense of the ICZN, the distributional information included in such works is here considered too important to be excluded.

Distribution outside of the Neotropics as delimited for this catalog is indicated by abbreviations for other major regions (see list in appendix, chapter 4.2) at the end of each geographic listing. Data were mostly taken from current catalogs covering the world as follows: AF - Freeman & Cranston (1980); ANT - Evenhuis (1989); AU - Cranston & Martin (1989); NA - Oliver et al. (1990), Oliver & Dillon (1994); OR - Sublette & Sublette (1973); PA - Ashe & Cranston (1990). Holarctic distribution is represented by the abbreviation HA.

In entries showing an extralimital country as harboring the type locality, the geographic listing only includes the corresponding world region if the taxon has been reported from at least one more country inside that region. For example, since Mexico is being treated as entirely Neotropical, an entry "USA; Costa Rica, NA." indicates the species occurs in Canada as well.

Country listings preceded by a ? are tentative, resulting from doubtful identifications, from cases of older records not reexamined in recent revisionary studies, etc.

If a taxon has been erroneously reported to occur within the geographic limits of the present study, its name is listed in the catalog, but in regular italics typeface only (see above under "Typographics"), and with the distributional record "Not Neotropical".

Subfamily Aphroteniinae

Genus ***Paraphrotenia*** Brundin, 1966: 352
See Ashe (1983: 40).

excellens Brundin, 1966: 354. M, F, P. Argentina; Chile.

multispinosa Brundin, 1966; 356. P. Chile.

Subfamily Buchonomyiinae

Genus ***Buchonomyia*** Fittkau, 1955: 403.
See Ashe (1983: 13).

brundini Andersen & Sæther, 1995: 364. M. Costa Rica.

Subfamily Chilenomyiinae

Genus ***Chilenomyia*** Brundin, 1983a: 33.
See Ashe (1983: 16).

paradoxa Brundin, 1983a: 37. M, F. Chile.

Subfamily Chironominae

Genus ***Aedokritus*** Roback, 1958: 1
See Ashe (1983: 9).

penicilligerus (Edwards, 1931: 323); *(Chironomus)*. M, F. Argentina; Peru. Jun. syn.: *Aedokritus vardis* Roback, 1958: 2. M, F. Peru.

platycnemis (Edwards, 1931: 322); *(Chironomus)*. M, F. Argentina.

pruinescens (Edwards, 1931: 324); *(Chironomus)*. F. Argentina.

sartis Roback, 1960: 100. M, F. Brazil.

souzalopesi Oliveira & Messias, 1989: 405. M, F. Brazil.

Genus ***Apedilum*** Townes, 1945: 32.
Resurrected by Epler (1988a); see Ashe (1983: 10).

elachistum Townes, 1945: 33. M, F. USA; Brazil, +Costa Rica (ZSM), Guatemala, Mexico, Nicaragua, ?Uruguay.

subcinctum Townes, 1945: 33. Incorr. (var.) orig. spelling: "succinctum". M, F. USA; Guatemala, Mexico, NA.

Genus ***Asheum*** Sublette & Sublette, 1983: 34.
Repl. name for *Pedionomus* Sublette, 1964 (preocc. by Gould, 1840). See Ashe (1983: 11).

curticaudatum (Rempel, 1939: 214); *(Polypedilum)*. M. Brazil.

Genus ***Axarus*** Roback, 1980: 32.
Repl. name for *Anceus* Roback, 1963 (preocc. by Risso, 1816). See Ashe (1983: 12).

ochros (Walley in Curran, 1934: 306), comb. nov.; *(Chironomus)*. M, F. Guyana.

rogersi Beck & Beck, 1958: 27. M, F. USA; Costa Rica, +Nicaragua (ZSM).

Genus ***Beardius*** Reiss & Sublette, 1985: 179.
Type sp.: *B. parcus* Reiss & Sublette, 1985: 183 (orig. des.).

aciculatus Andersen & Sæther, 1996: 40. M. Costa Rica; Mexico.

breviculus Reiss & Sublette, 1985: 189. M. Panamá.

lingulatus Andersen & Sæther, 1996: 41. M. Costa Rica.

parcus Reiss & Sublette, 1985: 183. M, P, L. Venezuela; Brazil, Mexico.

triangulatus Andersen & Sæther, 1996: 43. M. Costa Rica.

Genus ***Caladomyia*** Säwedal, 1981: 124.
See Ashe (1983: 14).

adalberti Säwedal, 1981: 133. M. Brazil.

castelnaui Säwedal, 1981: 138. M. Brazil.
humboldti Säwedal, 1981: 141. M. Brazil.
kraussi Säwedal, 1981: 139. M. Brazil.
mulleri Säwedal, 1981: 136. M. Brazil.
ortoni Säwedal, 1981: 131. M. Brazil.
pistra Sublette & Sasa, 1994: 54. M. Guatemala; NA.
poppigi Säwedal, 1981: 135. M. Brazil.
spixi Säwedal, 1981: 127. M, Pex. Brazil.

Genus ***Camposimyia*** Reiss, 1981: 317.
Repl. name for *Camposia* Reiss, 1972 (preocc. by Desmarest, 1823). See Ashe (1983: 14).
echinata (Reiss, 1972: 52); *(Camposia)*. M, Pex. Chile.

Genus ***Chirocladius*** Picado, 1913: 288.
See Ashe (1983: 16).
pedipalpus Picado, 1913: 288. L, P. Costa Rica.

Genus ***Chironomus*** Meigen, 1803: 260.
See Ashe (1983: 16).
anonymus Williston, 1896: 274. M. St. Vincent; Costa Rica, Puerto Rico, NA.
antarcticus Walker, 1837: 332. M, F. Chile; ?Argentina. !C! 1.
atripennis Rempel, 1939: 213. M, F. Brazil. !C! 2.
atriramus Kieffer, 1925: 75. M. Argentina.
calligraphus Goeldi, 1905: 136. M, F. Brazil; ?Argentina, Colombia, Panamá, ?Virgin Islands (Brit. & U.S.), +NA (Spies et al.; in manuscr.). Jun. syn.: *Tendipes aversa* Roback, 1962: 6. M, F. Panamá. !C! 3.
columbiensis Wülker et al., 1989: 123. L, M. Colombia; Guatemala.
gigas Reiss, 1974a: 4. M, P, L. Brazil; Colombia.
joni, nom. nov. [for *Chironomus jonmartini* Sublette & Sasa, 1994: 32 (preocc. by Lindeberg in Lindeberg & Wiederholm, 1979)]. M, F. Guatemala.
latistylus Reiss, 1974a: 7. M, P, L. Brazil; Colombia.
nitidiventris Edwards, 1931: 320. M. Argentina.
paragigas Reiss, 1974a: 5. M, P, L. Brazil.
plumosus (Linnaeus, 1758: 587); *(Tipula)*. A. Type loc. not given (PA); unspecified rec. of Oliver, Dillon & Cranston (1990: 42), HA.
rincon Sublette & Sasa, 1994: 33. M. Guatemala.
riparius Meigen, 1804: 13. M, F. Type loc. not given (PA); ?Argentina, ?Brit. Virgin Islands, HA. !C! 4.
stigmaterus Say, 1823: 15. M. USA; Mexico.
strenzkei Fittkau, 1968c: 240 (for multiple nomina nuda see !C! 5.). M, F, P, L, E. Brazil.
vittiventris Edwards, 1931: 312. M, F. Argentina; Uruguay.
wuelkeri Sublette & Sasa, 1994: 30 [nec *C. wulkeri* Philinkova & Belyanina, 1993: 119; see !C! 6.]. M, F. Guatemala.
xanthus Rempel, 1939: 212. M, F. Brazil; Argentina. Jun. synonyms: *Chironomus domizii* Paggi, 1977b: 103, nov. syn. (M, F, P, L. Argentina), and *Chironomus sancticaroli* Strixino & Strixino, 1981: 333, nov. syn. (M, F, P, L. Brazil). !C! 7.

Nomina dubia in *Chironomus*
argentiniensis Kieffer, 1917: 353. M. Argentina.
attenuatus Walker, 1848: 20. F. Canada; ?Nicaragua, ?Virgin Islands (Brit. & U.S.), NA. !C! 8.
bonaerensis Lynch Arribálzaga, 1181a: Errata. Repl. name for *Chironomus proximus* Lynch Arribálzaga, 1881a: 88 (preocc. by Meigen, 1830). F. Argentina.
cordovensis Weyenbergh, 1886: 127. M, F. Argentina.
dorsalis auctores [nec Meigen, 1818 (misid.)]. Jun. syn.: *Chironomus viridicollis* v. d. Wulp, 1859: 161. HA; ?Argentina, ?Mexico. !C! 9.
fluminicola Weyenbergh, 1886: 127 [not Weyenbergh, 1873: 454, nor 1874: 53, nor 1882: 27 (name not made available; ICZN Article 12a)]. ?F. Argentina.
gualtemaltecus [sic!] Cockerell, 1915: 316. Incorr. subseq. spelling: "gualtematicus". F. Guatemala.
pallidiramus Kieffer, 1925: 74. M, F. Argentina.
petiolatus Kieffer, 1917: 351 ("var. *scutellaris*": p. 352). M, F. Paraguay; ?Argentina, Chile. !C! 10.
pilosidens Kieffer, 1921: 185. M. Paraguay.
redeuns Walker, 1856: 422. Incorr. subseq. spelling: "redenus". F. USA; Jamaica, Haiti, Puerto Rico, St. Croix, St. Vincent.
triornatus Weyenbergh, 1886: 128. A. Argentina.

Genus ***Cladopelma*** Kieffer, 1921: 274.
See Ashe (1983: 17).
forcipis (Rempel, 1939: 211); *(Chironomus (Cryptochironomus))*. M. Brazil; Colombia, Costa Rica, Guatemala, Mexico, Nicaragua, +Panamá (ZSM), NA. Jun. syn.: *Chironomus (Cryptochironomus) boydi* Beck, 1962: 91. M. USA.

Genus ***Cladotanytarsus*** Kieffer, 1921: 277.
See Ashe (1983: 17).
viridiventris (Malloch, 1915: 491); *(Tanytarsus)*. M. USA; ?Mexico. !C! 11.

Genus ***Cryptochironomus*** Kieffer, 1918: 46.
See Ashe (1983: 19).
astax Roback, 1960: 97. M. Peru.
fulvus (Johannsen, 1905: 224); *(Chironomus)*. P, F. USA; ?Nicaragua, NA. !C! 12.

Genus ***Cryptotendipes*** Beck & Beck, 1969: 294 [not Lenz, 1941: 34 (name not made available; ICZN Article 13b)].
See Ashe (1983: 19), but see !C! 13.
daktylos (Walley in Curran, 1934: 307), comb. nov.; *(Chironomus)*. M. Guyana. !C! 14.

Genus ***Dicrotendipes*** Kieffer, 1913: 23.
See Epler (1988b: 6). Jun. syn.: *Limnochironomus* Kieffer, 1920.
aethiops (Townes, 1945: 107); *(Tendipes (Limnochironomus)*. M, F. USA; Mexico. Jun. syn.: *Tendipes (Limnochironomus) figueroai* Vargas, 1952: 48. M. Mexico.
alsinensis (Paggi, 1975: 149); *(Chironomus (Dicrotendipes)*. M, P, L. Argentina.
amazonicus Epler, 1988b: 65. M, F. Brazil.
baru Epler, 1996b: 13. M. Costa Rica.
californicus (Johannsen, 1905: 217); *(Chironomus)*. A. USA; Chile, Colombia, Costa Rica, Guatemala, Mexico, Panamá, Peru.
crypticus Epler, 1987a: 39. M, P, L. USA; ?Paraguay. !C! 15.
dasylabidus Epler, 1988b: 67. M. Brazil.
demissus Epler, 1988b: 68. M, F. Brazil.
embalsensis Paggi, 1987: 703. M, P, L. Argentina; Chile. !C! 15.
fittkaui Epler, 1988b: 70. M, P. Brazil.
lucifer (Johannsen, 1907: 110); *(Chironomus)*. M, F. USA; Guatemala, NA.
modestus (Say, 1823: 13); *(Chironomus)*. M. USA; ?Guyana, HA. See !C! 33.
neomodestus (Malloch, 1915: 475); *(Chironomus)*. M. USA; Mexico, NA.
nestori Paggi, 1978: 235. M, F, P, L. Argentina.
obrienorum Epler, 1987b: 148. M. Mexico.
palearivillosus Epler, 1988b: 72. M. Costa Rica.
paradasylabidus Epler, 1988b: 73. M. Brazil.
paterjohni Epler, 1988b: 74. M. Brazil.
pellegriniensis Paggi, 1987: 695. M, P, L. Argentina.
radinovskyi Epler, 1988b: 76. M. Brazil.
reissi Epler, 1988b: 76. M. Brazil.
sinoposus Epler, 1987b: 152. M. Mexico; Brazil, Colombia, +Costa Rica (ZSM), Dominica, +Nicaragua (ZSM).
soccus Epler, 1988b: 78. M, Pex. Brazil.
villarricensis Contreras-Lichtenberg, 1994: 591. M, F. Chile.

Genus ***Einfeldia*** Kieffer, 1924: 393.
See Ashe (1983: 22).
atitlanensis Sublette & Sasa, 1994: 37. M, F. Guatemala.

Genus ***Endochironomus*** Kieffer, 1918: 69.
See Ashe (1983: 22). !C! 16.
subtendens (Townes, 1945: 65); *(Tanytarsus (Endochironomus))*. M, F. USA; ?Mexico. !C! 16.

Genus ***Endotribelos*** Grodhaus, 1987: 237.
Type sp.: *Tendipes (Tribelos) hesperius* Sublette, 1960: 217 (orig. des. and monotypy).
albatum Sublette & Sasa, 1994: 38. M, F, Pex. Guatemala.
grodhausi Sublette & Sasa, 1994: 39. M, F, P, Lex. Guatemala; Costa Rica.
hesperium (Sublette, 1960: 217); *(Tendipes (Tribelos))*. M, F. USA; Mexico.

Genus ***Fissimentum*** Cranston & Nolte, 1996: 2.
Type sp.: *F. desiccatum* Cranston & Nolte, 1996: 9 (orig. des. and monotypy).
desiccatum Cranston & Nolte, 1996: 9. M, F, P, L. Brazil.

Genus *Glyptotendipes* Kieffer, 1913: 255.
See Ashe (1983: 25).
viridis (Macquart, 1834: 52); *(Chironomus)*. PA; Not Neotropical. See !C! 16.

Genus ***Goeldichironomus*** Fittkau, 1965: 210.
See Ashe (1983: 25). Jun. syn.: *Siolimyia* Fittkau, 1968a.
amazonicus (Fittkau, 1968a: 260); *(Siolimyia)*. M, F, Pex, Lex. Brazil; Bahamas, Mexico, Nicaragua, Panamá, Peru, Venezuela, Virgin Islands, NA.
carus (Townes, 1945: 118); *(Tendipes)*. M, F. Venezuela; Colombia, Costa Rica, +Nicaragua (ZSM), Panamá, NA. Jun. syn.: *Goeldichironomus pseudopictus* Lichtenberg, 1979b: 93. M, F, ?Pex. Colombia.
fluctuans Reiss, 1974b: 105. M, P, L. Brazil; +Panamá (ZSM), St. Thomas, St. Vincent, NA.
holoprasinus (Goeldi, 1905: 135); *(Chironomus)*. M, F. Brazil; Argentina, Costa Rica, Ecuador (Galápagos Islands), +Nicaragua (ZSM), Panamá, Peru, Virgin Islands (Brit. & U.S.), Venezuela, AU (Hawai'i), NA. Jun. syn.: *Chironomus fulvipilus* Rempel, 1939: 210. M. Brazil.
maculatus Trivinho Strixino & Strixino, 1991b: 594. M, F, P, L. Brazil.
natans Reiss, 1974b: 103. M, P, L. Brazil; ?Argentina.
pictus Reiss, 1974b: 86. M, P, L. Brazil; NA.
serratus Reiss, 1974b: 95. M, ?L. Brazil.
xiborena Reiss, 1974b: 100. M, P, L. Brazil.

Genus ***Lauterborniella*** Thienemann & Bause in Bause, 1913: 120.
See Ashe (1983: 32).
agrayloides (Kieffer, 1911: 51); *(Tanytarsus)*. F. Germany; +Panamá (ZSM), HA.

Genus *Manoa* Fittkau, 1963: 373.
See Ashe (1983: 33).
obscura Fittkau, 1963: 374. M, F, P, L, T. Brazil.

Genus *Megacentron* Freeman, 1961: 676.
See Ashe (1983: 34).
cuneicalcar (Edwards, 1931: 308); *(Pseudochironomus)*. M. Argentina; +Chile (ZSM).

Genus *Micropsectra* Kieffer, 1909: 50.
See Ashe (1983: 35).
atitlanensis Sublette & Sasa, 1994: 51. M. Guatemala.

Genus *Neelamia* Soponis, 1987: 18.
Type sp.: *N. fittkaui* Soponis, 1987: 19 (orig. des.).
bergeri Soponis, 1987: 21. M. Brazil.
fittkaui Soponis, 1987: 19. M. Brazil.

Genus *Nilodorum* Kieffer, 1921: 184.
See Ashe (1983: 36). !C! 17.
heterochirus Kieffer, 1921: 184. M. Paraguay. !C! 17.

Genus *Nilothauma* Kieffer, 1920: 270.
See Ashe (1983: 37).
aleta Roback, 1960: 101. M. Peru.
duena Roback, 1960: 101. M. Peru.

Genus *Nimbocera* Reiss, 1972: 54.
See Ashe (1983: 37).
patagonica Reiss, 1972: 56. M, P, L. Chile; Argentina.
paulensis Trivinho-Strixino & Strixino, 1991a: 175. L. Brazil.
rhabdomantis Trivinho-Strixino & Strixino, 1991a: 173. L. Brazil.

Genus *Oukuriella* Epler, 1986a: 157.
Type sp.: *O. albistyla* Epler, 1986a: 158 (orig. des.).
albistyla Epler, 1986a: 158. M. Uruguay; Brazil.
annamae Epler, 1996a: 4. M. Costa Rica.
costaricensis Epler, 1996a: 5. Incorr. orig. spelling: "costaricense" (ICZN Article 31b; *Oukuriella* explicitly proposed as female in gender). M. Costa Rica.
fasciata Epler, 1986a: 162. M. Brazil.
rushi Epler, 1996a: 8. M. Costa Rica.
simulatrix Epler, 1986a: 160. M. Colombia.

Genus *Parachironomus* Lenz, 1921: 160.
See Ashe (1983: 39).
aberrans Spies, Fittkau & Reiss, 1994: 65. M. Venezuela.
apalai Spies, Fittkau & Reiss, 1994: 66. M. Brazil.
atroari Spies, Fittkau & Reiss, 1994: 68. M. Brazil.
camajura Spies, Fittkau & Reiss, 1994: 69. M. Colombia; Brazil.
cayapo Spies, Fittkau & Reiss, 1994: 70. M. Colombia; Brazil, Costa Rica, +Nicaragua (ZSM), Surinam.
directus (Dendy & Sublette, 1959: 514); *(Tendipes (Cryptochironomus))*. M. USA; +Mexico, +Nicaragua, +Panamá (all ZSM).
guarani Spies, Fittkau & Reiss, 1994: 72. M. Brazil; Bolivia, Paraguay.
manaos Spies, Fittkau & Reiss, 1994: 73. M. Brazil.
matapi Spies, Fittkau & Reiss, 1994: 74. M. Ecuador; Brazil.
mirim Spies, Fittkau & Reiss, 1994: 76. M. Brazil.
monochromus (v. d. Wulp, 1874: 129); *(Chironomus)*. Repl. name for *Chironomus unicolor* v. d. Wulp, 1859: 162 (preocc. by Walker, 1848). M. Netherlands; +Mexico (ZSM), HA.
osa Spies, Fittkau & Reiss, 1994: 73. M. Costa Rica.
puberulus (Edwards, 1931: 321); *(Chironomus (Cryptochironomus))*. M. Argentina; Bolivia, Chile.
supparilis (Edwards, 1931: 313); *(Chironomus (Cryptochironomus))*. M. Argentina; Bolivia, Brazil, Chile, +Colombia, +Panamá (both ZSM), Paraguay, NA. Jun. syn.: *Parachironomus longistilus* Paggi, 1977: 200. M, F, P, L. Argentina. !C! 18.
ticuna Spies, Fittkau & Reiss, 1994: 85. M. Brazil.
tirio Spies, Fittkau & Reiss, 1994: 86. M, M intersex. Brazil.
vistosus Paggi, 1979: 47. M, F. Argentina.
waika Spies, Fittkau & Reiss, 1994: 90. M. Brazil.
yanomani Spies, Fittkau & Reiss, 1994: 91. M. Brazil; +Bolivia, +Nicaragua (both ZSM).

Genus *Paralauterborniella* Lenz, 1941: 48.
See Ashe (1983: 40).
nigrohalteralis (Malloch, 1915: 440); *(Chironomus)*. M, F. USA; Costa Rica, +Nicaragua (ZSM), HA.

Genus *Paranilothauma* Soponis, 1987: 11.
Type sp.: *P. reissi* Soponis, 1987: 13 (orig. des. and monotypy).
reissi Soponis, 1987: 13. M, P. Brazil.

Genus *Paratanytarsus* Thienemann & Bause in Bause, 1913: 120.
See Ashe (1983: 41).
grimmii (Schneider, 1885: 301); *(Chironomus)*. L, P, F, E. Germany; +Argentina (ZSM), Chile, Peru, AU, HA.
tolucensis Reiss, 1972: 62. M. Mexico; NA.

Nomen dubium in *Paratanytarsus*
argentiniensis Kieffer, 1925: 82. M, F. Argentina.

Genus ***Pelomus*** Reiss, 1990: 306.
Type sp.: *P. notabilis* Reiss, 1990: 307 (orig. des.).
notabilis Reiss, 1990: 307. M, P. Brazil.
secundus Reiss, 1990: 309. Pex. Brazil.
tertius Reiss, 1990: 311. Pex. Brazil.

Genus ***Phaenopsectra*** Kieffer, 1921: 274.
See Ashe (1983: 42).
flavipes (Meigen, 1818: 50); *(Chironomus)*. F. Type loc. not given; Argentina, Chile (incl. Juan Fernandez Islands), AF, HA.
magellanica (Edwards, 1931: 314), comb. nov.; *(Chironomus (Phaenopsectra))*. M. Chile.

Genus ***Polypedilum*** Kieffer, 1912: 41.
See Ashe (1983: 43).
amataura Bidawid-Kafka, 1996: 222. M. Brazil.
aparai Bidawid & Fittkau, 1996: 508. M. Brazil.
apiaka Bidawid & Fittkau, 1996: 510. M. Brazil.
apicatum Townes, 1945: 39. M. USA; Costa Rica, Guatemala.
arara Bidawid & Fittkau, 1996: 512. M. Brazil.
aripuana Bidawid-Kafka, 1996: 210. M. Brazil.
arua Bidawid-Kafka, 1996: 172. M. Brazil.
aruakan Bidawid & Fittkau, 1996: 494. M. Brazil.
asurini Bidawid-Kafka, 1996: 184. M. Brazil.
atroari Bidawid-Kafka, 1996: 190. M. Brazil.
bakairi Bidawid & Fittkau, 1996: 526. M. Brazil.
baniva Bidawid & Fittkau, 1996: 498. M. Brazil.
branquinho Bidawid-Kafka, 1996: 213. M. Brazil.
canoeiro Bidawid-Kafka, 1996: 183. M. Brazil.
carib Bidawid & Fittkau, 1996: 501. M. Brazil.
carijona Bidawid & Fittkau, 1996: 526. M. Brazil.
chiriguano Bidawid-Kafka, 1996: 178. M. Brazil.
clavistylus Sublette & Sasa, 1994: 45. M. Guatemala; +Nicaragua (ZSM).
cocama Bidawid-Kafka, 1996: 189. M. Brazil.
corniger Sublette & Sasa, 1994: 44. M, F, P, L. Guatemala.
epomis Sublette & Sasa, 1994: 46. M, F, Pex. Guatemala; Costa Rica.
feridae Bidawid-Kafka, 1996: 206. M. Brazil.
ge Bidawid & Fittkau, 1996: 482. M. Brazil.
guarani Bidawid-Kafka, 1996: 174. M. Brazil.
irapirapi Bidawid-Kafka, 1996: 218. M. Brazil.
jawaperi Bidawid & Fittkau, 1996: 523. M. Brazil.
juruna Bidawid-Kafka, 1996: 170. M. Brazil.
kajapo Bidawid & Fittkau, 1996: 485. M. Brazil.
kamajura Bidawid-Kafka, 1996: 169. M. Brazil.
karaja Bidawid-Kafka, 1996: 192. M. Brazil.
karyana Bidawid & Fittkau, 1996: 522. M. Brazil.
kaxuyana Bidawid & Fittkau, 1996: 504. M. Brazil.
kuikuro Bidawid & Fittkau, 1996: 514. M. Brazil.
luteopedis Sublette & Sasa, 1994: 48. M, F, Pex. Guatemala.
marauia Bidawid-Kafka, 1996: 220. M. Brazil.
mehinaku Bidawid & Fittkau, 1996: 490. M. Brazil.
microzoster Sublette & Sasa, 1994: 43. M, F, Pex. Guatemala; Costa Rica.
munducuru Bidawid-Kafka, 1996: 180. M. Brazil.
nahukuwa Bidawid & Fittkau, 1996: 518. M. Brazil.
obelos Sublette & Sasa, 1994: 50. M, F. Guatemala; Costa Rica, +NA (in colls. M. Spies, J. E. Sublette).
okueima Bidawid-Kafka, 1996: 206. M. Brazil.
pardus Townes, 1945: 41. M. USA; Costa Rica, ?St. Vincent. See !C! 22.
paulusi Bidawid-Kafka, 1996: 208. M. Brazil.
pseudoconvictum Bidawid-Kafka, 1996: 194. M. Peru.
pterospilus Townes, 1945: 40. M, F. USA; Costa Rica, Panamá.
purus Bidawid-Kafka, 1996: 216. M. Brazil.
quinquesetosum (Edwards, 1931: 315); *(Chironomus (Polypedilum))*. M, F. Chile; Argentina.
seorsum (Skuse, 1889: 241); *(Chironomus)*. Not Neotropical.
sabbuhi Bidawid-Kafka, 1996: 200. M. Brazil.
salavoni Bidawid-Kafka, 1996: 198. M. Brazil.
salwiti Bidawid-Kafka, 1996: 202. M. Brazil.
solimoes Bidawid-Kafka, 1996: 228. M. Brazil.
tirio Bidawid & Fittkau, 1996: 502. M. Brazil.
titicacae Roback & Coffman, 1983: 61. M, F, Pex, L. Peru; Bolivia.
trombetas Bidawid-Kafka, 1996: 224. M. Brazil.
tupi Bidawid-Kafka, 1996: 166. M. Brazil.
txicao Bidawid & Fittkau, 1996: 518. M. Brazil.
umayo Roback & Coffman, 1983: 63. M, P, L. Peru.
villcanota Roback & Coffman, 1983: 59. M, P, L. Peru.
wayana Bidawid & Fittkau, 1996: 530. M. Brazil.
xamatari Bidawid & Fittkau, 1996: 480. M. Brazil.
xavante Bidawid & Fittkau, 1996: 486. M. Brazil.
xiborena Bidawid-Kafka, 1996: 226. M. Brazil.
yanomami Bidawid & Fittkau, 1996: 478. M. Brazil.
yavalapiti Bidawid & Fittkau, 1996: 494. M. Brazil.

Nomina dubia in *Polypedilum*
argentinense Kieffer, 1925: 77. F. Argentina.
clavigerum Kieffer, 1925: 76. M, F. Argentina.
dimidiatum Kieffer, 1925: 77. M, F. Argentina.
hamigerum Kieffer, 1925: 78. M. Argentina.

Genus ***Pseudochironomus*** Malloch, 1915: 500.
See Ashe (1983: 45). Jun. syn.: *Proriethia* Kieffer, 1921.
viridis (Kieffer, 1925: 79); *(Proriethia)*. M. Argentina; Peru.

Nomen dubium in *Pseudochironomus*
fuscus Kieffer, 1925: 81); *(Proriethia)*. M. Argentina.

Genus ***Rheotanytarsus*** Thienemann & Bause in Bause, 1913: 120.
See Ashe (1983: 47).

exiguus (Johannsen, 1905: 294); *(Tanytarsus)*. L, P, M, F, T. USA; St. Croix, NA.

globosus Reiss, 1972: 64. M, P. Chile; Argentina.

hamatus Sublette & Sasa, 1994: 52. M, Pex. Guatemala.

lamellatus Reiss, 1972: 67. M. Chile.

meridionalis (Johannsen, 1938: 222), comb. nov.; *(Tanytarsus (Rheotanytarsus))*. M, F. Puerto Rico.

pela (Roback, 1960: 105), comb. nov.; *(Calopsectra)*. M. Peru.

Nomen dubium in *Rheotanytarsus*

abbreviatus Kieffer, 1925: 81. Incorr. subseq. spelling: "abreviatus". M. Argentina.

Genus ***Riethia*** Kieffer, 1917: 203.
See Ashe (1983: 48).

melanoides (Edwards, 1931: 310); *(Pseudochironomus)*. M, F. Argentina.

truncatocaudata (Edwards, 1931: 309); *(Pseudochironomus)*. M, F. Chile.

Genus ***Skutzia*** Reiss, 1985: 173.
Type sp.: *S. inopinata* Reiss, 1985: 174 (orig. des.).

bahiensis Reiss, 1985: 175. M. Brazil.

Genus ***Stempellina*** Thienemann & Bause in Bause, 1913: 120.
See Ashe (1983: 49).

cururui Säwedal, 1984: 142. M. Brazil.

tarumai Säwedal, 1984: 144. M, P, T, L. Brazil.

Genus ***Stenochironomus*** Kieffer, 1919: 44.
See Ashe (1983: 49).

aculeatus Borkent, 1984: 129. M. Brazil.

albidorsalis Borkent, 1984: 112. M, Pex. Brazil.

bacrionis Borkent, 1984: 105. M, Pex, Lex. Ecuador; Brazil.

crusanticus Borkent, 1984: 56. M, F, Pex, Lex. Ecuador; Costa Rica.

discus Borkent, 1984: 98. M. Venezuela.

fittkaui Borkent, 1984: 109. M. Brazil; +Panamá (ZSM).

gladius Borkent, 1984: 108. M, Pex, Lex. Costa Rica; +Panamá (ZSM).

impendens Borkent, 1984: 97. M. Brazil.

innocuus (Williston, 1896: 274); *(Chironomus)*. Incorr. subseq. spelling: "innocuous". M. St. Vincent; Costa Rica.

jubatus Borkent, 1984: 116. M, F. Brazil.

leptopus Kieffer, 1906a: 19. Repl. name for *Chironomus longimanus* Williston, 1896: 274 (preocc. by Meigen, 1830). M. St. Vincent; Costa Rica, Dominica, Ecuador, Guatemala, Mexico.

licinus Borkent, 1984: 63. M. Brazil.

nudipupa Borkent, 1984: 117. M, F, P, Lex. Costa Rica; Ecuador, Venezuela.

palliaculeatus Borkent, 1984: 130. M. Brazil; Colombia.

pectinatus Borkent, 1984: 106. M, F. Brazil.

prolatus Borkent, 1984: 110. M. Brazil.

quadrinotatus Borkent, 1984: 114. M, F, P, Lex. Costa Rica; Ecuador, Panamá.

reissi Borkent, 1984: 128. M. Brazil.

semifumosus (Edwards, 1931: 321); *(Chironomus (Stenochironomus))*. M. Argentina.

townesi Borkent, 1984: 98. M. Venezuela.

triannulatus Borkent, 1984: 113. M, F. Brazil.

varius Borkent, 1984: 130. M, F. Venezuela.

vatius Borkent, 1984: 111. M, Pex. Brazil.

zonarius Borkent, 1984: 126. M. Brazil.

Nomen dubium in *Stenochironomus*

gracilivalva (Kieffer, 1917: 349); *(Chironomus)*. M. Peru.

Genus ***Tanytarsus*** van der Wulp, 1874: 134.
See Ashe (1983: 51). Jun. syn.: *Calopsectra* Kieffer, 1909.

alatus Paggi, 1992: 302. M. Argentina.

branquini Fittkau & Reiss, 1973: 11. M. Brazil.

breda (Roback, 1960: 103), comb. nov.; *(Calopsectra)*. M. Peru.

capitatus Sublette & Sasa, 1994: 54. M. Guatemala.

clivosus Reiss, 1972: 69. M, P. Chile; Argentina.

cuieirensis Fittkau & Reiss, 1973: 14. M. Brazil.

cururui Fittkau & Reiss, 1973: 13. M. Brazil.

curvicristatus Contreras-Lichtenberg, 1988: 101. M. Colombia.

fastigatus Reiss, 1972: 75. M, P. Chile; Argentina.

hamatus Reiss, 1972: 73. M, Pex. Chile; Argentina.

hastatus Sublette & Sasa, 1994: 56. M, F, P. Guatemala; +Brazil (ZSM), +Mexico, +Venezuela (ZSM), +NA (in colls. M. Spies, J. E. Sublette, ZSM).

ligulatus Reiss, 1972: 81. M. Brazil.

pandus Sublette & Sasa, 1994: 56. M, F, P. Guatemala; Costa Rica.

paraligulatus Reiss, 1972: 82. M. Chile.

reissi Paggi, 1992: 299. M. Argentina.

rinihuensis Reiss, 1972: 85. M, ?Pex. Chile.

riopreto Fittkau & Reiss, 1973: 9. M. Brazil.

tuberculatus Reiss, 1972: 88. M, P. Chile.

Nomen dubium in *Tanytarsus*
oligotrichus Rempel, 1939: 213. M. Brazil. !C! 19.

Unavailable name combined with *Tanytarsus*
"rothi" Brundin (1956b: 216) nomen nudum (ICZN Article 13a).

Genus ***Townsia*** Sublette, 1966: 20.
See Ashe (1983: 53).
subaberrans (Walley in Curran, 1934: 306); *(Chironomus)*. M. Guyana.

Genus ***Xenochironomus*** Kieffer, 1921: 273.
See Ashe (1983: 54).
xenolabis Kieffer in Thienemann & Kieffer, 1916: 526. M. Sweden; +Panamá (ZSM), HA, OR.

Genus ***Xestochironomus*** Sublette & Wirth, 1972: 7. Repl. name for *Insulanus* Sublette, 1967 (preocc. by Fleutiaux, 1930).
See Ashe (1983: 55).
ankylis Sublette & Sasa, 1994: 51. M. Guatemala.
bulbosus Borkent, 1984: 27. M, F. Venezuela.
comptus Sublette & Wirth, 1972: 9. M, F. Jamaica; Costa Rica, Panamá.
dominicanus Sublette & Wirth, 1972: 10. M. Dominica; St. Vincent.
flinti Sublette & Wirth, 1972: 10. M, F. Dominica; St. Vincent.
furcatus (Johannsen, 1938: 221); *(Chironomus (Stenochironomus))*. M. Puerto Rico; Costa Rica. !C! 30.
gilvus Borkent, 1984: 27. M. Venezuela; Costa Rica.
dominicanus Sublette & Wirth, 1972: 13. M. Dominica; Jamaica.
latilobus Borkent, 1984: 29. M, F. Venezuela; +Costa Rica (ZSM).
luteifurcatus Sublette & Wirth, 1972: 14. M, F. Dominica; St. Vincent.
nebulosus Sublette & Wirth, 1972: 15. M. Puerto Rico; Costa Rica.
subletti Borkent, 1984: 25. M, F, P, L. USA; +Panamá (ZSM).

Genus ***Zavreliella*** Kieffer, 1920: 334.
See Ashe (1983: 55).
acuta Reiss, 1990: 96. M, Pex. Surinam; Brazil, Colombia.
brauni Reiss, 1990: 101. M, P, Lex. Ecuador.
curta Reiss, 1990: 109. M. Brazil.
fittkaui Reiss, 1990: 103. M, P, Lex. Brazil.
furcata Reiss, 1990: 104. M, P, L. Brazil.
junki Reiss, 1990: 97. M, Pex, ?L. Venezuela.
lata Reiss, 1990: 110. M. Brazil.
levis Reiss, 1990: 100. M, ?P, ?L. Brazil.
lobata Reiss, 1990: 107. M, Pex. Ecuador.
longiseta Reiss, 1990: 112. M. Brazil; +Costa Rica, +Panamá (both ZSM).
molesta Reiss, 1990: 108. M, Pex. Brazil.
verrucosa Reiss, 1990: 90. M, P, Lex. Brazil.

Unplaced valid species in **Chironominae**
Chironomus ***bulbosus*** Gerry, 1933: 97. M, F. Cuba; Puerto Rico.
Chironomus ***fulviventris*** Johannsen, 1905: 229. L, P, M, F. USA; Puerto Rico, NA. !C! 20.
Chironomus ***lugens*** Kieffer, 1906a: 19. Repl. name for *Chironomus lugubris* Williston, 1896: 274 (preocc. by Zetterstedt, 1850: 3490). M. St. Vincent. !C! 21.
Chironomus ***spilopterus*** Williston, 1896: 273. M, F. St. Vincent. !C! 22.
Chironomus (Polypedilum) ***griseistriatum*** Edwards, 1931: 316. M. Argentina.
Chironomus (Stenochironomus) ***ancudensis*** Edwards, 1931: 313. F. Chile. !C! 23.
Parachironomus ***robustus*** Paggi, 1979: 50. M. Argentina. !C! 24.

Nomina dubia in **Chironominae**
Chironomus abjectus Kieffer, 1917: 354. F. Paraguay.
Chironomus antennalis Kieffer, 1917: 355. F. Paraguay.
Chironomus boliviensis Kieffer, 1917: 353. F. Bolivia.
Chironomus brasiliensis Wiedemann, 1828: 15. Incorr. subseq. spelling: "braziliensis". M, F. Uruguay; ?Argentina, ?Brazil, ?Paraguay. !C! 25.
Chironomus brevivalva Kieffer, 1917: 351. M. Paraguay. !C! 25.
Chironomus chlorophilus Weyenbergh, 1886: 129. M. Argentina.
Chironomus curtipalpis Kieffer, 1917: 350. M. Paraguay.
Chironomus despectus Kieffer, 1917: 352. M. Paraguay. !C! 26.
Chironomus dorneri Malloch, 1915: 471. F. USA; ?Panamá. !C! 27.
Chironomus ferrugineus Macquart, 1838: 38. F. Brazil.
Chironomus fumeus Walley in Curran, 1934: 307. M. Guyana. !C! 28.
Chironomus jamaicensis Gerry, 1933: 96. M, F. Jamaica.
Chironomus lindygii Schiner, 1868: 26. M. Colombia.
Chironomus loricatus Kieffer, 1917: 349. M. Paraguay.
Chironomus macularis Weyenbergh, 1886: 128. M, F. Argentina.
Chironomus neofulvus Rempel, 1939: 211. M, F. Brazil.
Chironomus octopunctatus Loew, 1861: 33. M, F. Cuba. !C! 29.
Chironomus pectoralis Kieffer, 1917: 354. F. Paraguay.
Chironomus pseudofasciatus Gerry, 1932: 70. M, F. Jamaica.

Chironomus trilobatus Rempel, 1939: 209. M, F. Brazil.
Chironomus trimaculatus Macquart, 1838: 37. M. Brazil.
Chironomus willistoni Johannsen, 1905: 235. M. St. Vincent. !C! 30.
Polypedilum clavatum Kieffer, 1917: 356. M. Paraguay.
Polypedilum simulator Kieffer, 1925: 79. M. Argentina.
Genus *Psilochironomus* Sublette, 1966: 19.
Compare Ashe (1983: 46), but see !C! 28.
Tanytarsus tupungatensis Brèthes, 1909: 87. M. Argentina.
Tanytarsus virgo Kieffer, 1917: 357 [nec Goetghebuer, 1934: 291 (jun. prim. homonym; PA)]. M. Bolivia.

Invalid name in **Chironominae**
Chironomus quadripunctatus Kieffer, 1917: 348 (preocc. by Malloch, 1915: 437). F. Paraguay. !C! 31.

Unavailable names combined with **Chironominae**
Lenzia "patagonica" Brundin (1956b: 216) nomen nudum (ICZN Article 13a).
Genus "Lepidopodites" Brundin (1966: 428, 430) nomen nudum (ICZN Article 13b).

Subfamily Diamesinae

Genus ***Diamesa*** Meigen in Gistl, 1835: 66.
See Ashe (1983: 20).
mexicana Serra-Tosio, 1977: 100. M. Mexico.
reissi Serra-Tosio, 1977: 99. M. Mexico.

Genus ***Heptagyia*** Philippi, 1865: 635.
See Ashe (1983: 27). Incorr. subseq. spelling: "Heptagia". !C! 32.
annulipes Philippi, 1865: 635. F. Chile; ?Argentina. Jun. syn.: *Chironomus lacteocinctus* Philippi, 1865: 600. M. Chile. !C! 32.

Genus ***Limaya*** Brundin, 1966: 404.
See Ashe (1983: 32).
longitarsis Brundin, 1966: 405. M, F, P, L. Argentina; Chile.

Genus ***Mapucheptagyia*** Willassen, 1995: 438.
Type sp.: *M. brundini* Willassen (orig. des. and monotypy).
brundini Willassen, 1995: 438. M, Pex. Chile.

Genus ***Paraheptagyia*** Brundin, 1966: 379.
See Ashe (1983: 40).
andina Brundin, 1966: 386. (?M) intersex, F, Pex. Bolivia.
cinerascens (Edwards, 1931: 266); *(Heptagyia)*. M, F. Argentina; Bolivia, Chile, Ecuador, Peru.
nitescens (Edwards, 1931: 267); *(Heptagyia)*. M. Argentina; Chile.
semiplumata (Edwards, 1931: 267); *(Heptagyia)*. M, F. Argentina; Chile.
umbraculata Brundin, 1966: 390. M. Chile.

Genus ***Reissia*** Brundin, 1981: 120.
See Ashe (1983: 47). Objective syn.: *Araucania* Brundin, 1966 [nec Pate, 1947].
antiqua (Brundin, 1966: 400); *(Araucania)*. M, F, P. Chile; Argentina.
gelida (Brundin, 1966: 402); *(Araucania)*. M, F, P. Chile.
valdesiana (Brundin, 1966: 402); *(Araucania)*. M, F, P, L. Chile.

Subfamily Orthocladiinae

Genus ***Ancylocladius*** Sublette & Wirth, 1972: 5.
See Ashe (1983: 10).
relicinus Sublette & Wirth, 1972: 5. M, F. Jamaica.

Genus ***Antillocladius*** Sæther, 1981: 4.
See Ashe (1983: 10).
antecalvus Sæther, 1981: 4. M, F. St. Vincent.
pluspilalus Sæther, 1982: 474. M. USA; +Nicaragua (ZSM).

Genus ***Austrocladius*** Freeman, 1961: 647.
See Ashe (1983: 12).
hamulatus (Edwards, 1931: 288); *(Spaniotoma (Orthocladius))*. M, F. Chile; Argentina.
heterogeneus (Edwards, 1931: 289); *(Spaniotoma (Orthocladius))*. M, F. Argentina.
hirtinervis (Edwards, 1931: 286); *(Spaniotoma (Orthocladius))*. M, F. Argentina.
obliquus (Edwards, 1931: 289); *(Spaniotoma (Orthocladius))*. M, F. Argentina.

Genus *Belgica* Jacobs, 1900: 106.
See Ashe (1983: 12).
antarctica Jacobs, 1900: 107. M, F. Not Neotropical.

Genus ***Bryophaenocladius*** Thienemann, 1934: 36.
See Ashe (1983: 13). Jun. syn.: *Cantomyia* Roback, 1962.
carus (Roback, 1962: 5); *(Cantomyia)*. M, F. Panamá.
emarginatus (Edwards, 1931: 297); *(Spaniotoma (Smittia))*. F. Argentina; Chile.
fortispinatus (Edwards, 1931: 296); *(Spaniotoma (Smittia))*. M, F. Argentina; Chile.

Genus *Cardiocladius* Kieffer, 1912: 22.
See Ashe (1983: 15).
brasiliensis Oliveira, 1949: 6. M, F. Brazil.
obscurus (Johannsen, 1903: 437); *(Thalassomya)*. M, F, L, P. USA; Puerto Rico, NA.
travassosi Oliveira, 1951: 133. M. Brazil; Peru.

Genus *Clunio* Haliday, 1855: 62.
See Ashe (1983: 17).
brasiliensis Oliveira, 1950c: 494. M. Brazil; Argentina, Chile (Juan Fernandez Islands), ?Puerto Rico. !C! 34.
fuscipennis Wirth, 1952: 99. M, F. Chile (Juan Fernandez Islands).
marshalli Stone & Wirth, 1947: 214. M, F. USA; Bahamas, Jamaica, Virgin Islands, NA (Bermuda Islands).
schmitti Stone & Wirth, 1947: 217. M. Ecuador (Galápagos Islands).

Genus *Compterosmittia* Sæther, 1981: 20.
See Ashe (1983: 18).
dentispina Sæther, 1981: 20. M, F. St. Vincent.

Genus *Corynoneura* Winnertz, 1846: 12.
See Ashe (1983: 19).
ferelobata Sublette & Sasa, 1994: 9. M, F, Pex. Guatemala.
hirvenojai Sublette & Sasa, 1994: 12. M, ?Pex. Guatemala.
scutellata Winnertz, 1846: 13. F. Germany; Argentina, AU, HA.

Genus *Corytibacladius* Oliveira, Messias & Santos, 1995: 410.
Type sp. *C. gercinoi* Oliveira, Messias & Santos (orig. des. and monotypy).
gercinoi Oliveira, Messias & Santos, 1995: 410. M. Brazil.

Genus *Cricotopus* v. d. Wulp, 1874: 132.
See Ashe (1983: 19).
aberrans Johannsen, 1938: 220. F. Puerto Rico.
argentinensis (Kieffer, 1925: 84); *(Trichocladius)*. F. Argentina.
bicinctus (Meigen, 1818: 41); *(Chironomus)*. F. Austria; Mexico, AF, AU (Hawai'i), HA.
canditibia Sæther, 1981: 11. M. St. Vincent.
cantus Roback, 1960: 92. F, M. Peru.
conformis Curran, 1928: 12. M. Cuba; Puerto Rico.
crassimanus (Kieffer, 1917: 362); *(Trichocladius)*. F. Colombia.
currani, nom. nov. [for *Cricotopus insolitus* Curran, 1928: 11 (preocc. by Kieffer in Meunier, 1904)]. M, F. Puerto Rico.
debilis (Williston, 1896: 275); *(Orthocladius)*. M. St. Vincent.
eleanatis Roback, 1960: 94. F. Peru.
lavaderos Sublette & Sasa, 1994: 13. M, F, P, L. Guatemala.
nalus Roback, 1960: 89. F, M. Peru.
nudisquamus Sæther, 1981: 12. M. St. Vincent.
oris Roback, 1962: 4. M. Panamá.
ornaticrus (Kieffer, 1925: 83); *(Trichocladius)*. M. Argentina.
pilocapsulus Sæther, 1981: 6. M, F, Pex. St. Vincent.
rincon Sublette & Sasa, 1994: 16. M, F, P, L. Guatemala.
ruber Roback, 1960: 96. Incorr. orig. spelling: "rubrum" (ICZN Articles 31b, 32c(i)) F. Peru.
setis Roback, 1960: 93. F. Peru.
sylvestris (Fabricius, 1794: 252); *(Tipula)*. A. Germany; Guatemala, Mexico, HA.
tanis Roback, 1962: 2. F, M. Panamá.
triannulatus (Macquart, 1826: 202); *(Chironomus)*. A. France; Mexico, HA.
zuelis Roback, 1960: 93. F. Peru.

Nomen dubium in *Cricotopus*
balteatus (Philippi, 1865: 600); *(Chironomus)*. A. Chile, ?Argentina.

Genus *Diplocladius* Kieffer in Kieffer & Thienemann, 1908: 6.
See Ashe (1983: 21).
cultriger Kieffer in Kieffer & Thienemann, 1908: 6. M, F. Germany; Nicaragua, HA.

Genus *Diplosmittia* Sæther, 1981: 29.
See Ashe (1983: 21).
harrisoni Sæther, 1981: 30. M. St. Lucia; St. Vincent.
recisa Sæther, 1988: 45. M. Peru.

Genus *Edwardsidia* Sæther, 1990: 315.
Type sp.: *Spaniotoma (Limnophyes) philhygra* Edwards (orig. des.).
candicans (Edwards, 1931: 293); *(Spaniotoma (Limnophyes))*. M. Chile; Argentina.
philhygra (Edwards, 1931: 292); *(Spaniotoma (Limnophyes))*. M. Argentina.

Genus *Ichthyocladius* Fittkau, 1974: 92.
See Ashe (1983: 28).
neotropicus Fittkau, 1974: 101. F, phM, P, L. Peru; ?Brazil.

Genus *Irisobrillia* Oliver, 1985: 1105.
Type sp.: *I. longicosta* Oliver (orig. des. and monotypy).
longicosta Oliver, 1985: 1109. M. Venezuela; Costa Rica, +Nicaragua (ZSM), St. Vincent.

Genus ***Limnophyes*** Eaton, 1875: 60.
See Ashe (1983: 32).
brachyarthra (Edwards, 1931: 294); *(Spaniotoma (Limnophyes))*. M, F. Argentina; Chile.
collaris (Edwards, 1931: 295); *(Spaniotoma (Limnophyes))*. M, F. Argentina; Chile.
griseatus (Edwards, 1931: 296); *(Spaniotoma (Limnophyes))*. M. Argentina.
guatemalensis Sublette & Sasa, 1994: 19. M, F. Guatemala.
mariae Sublette & Sasa, 1994: 20. M, F. Guatemala.
minimus (Meigen, 1818: 47); *(Chironomus)*. F. ?Germany; ?Chile (Juan Fernandez Islands), AF, AU, HA. Jun. syn.: *Limnophyes pusillus* Eaton, 1875: 60. F. Kerguelen Islands. !C! 35.
subnudicollis (Edwards, 1931: 309); *(Spaniotoma (Limnophyes))*. M. Argentina.

Genus ***Lipurometriocnemus*** Sæther, 1981: 13.
See Ashe (1983: 33).
glabalus Sæther, 1981: 15. M, F. St. Vincent.

Genus ***Lopescladius*** Oliveira, 1967: 417.
See Ashe (1983: 33). Includes "Cordites" Brundin (1966: 428) nomen nudum (ICZN Art. 13b).
fittkaui Sæther, 1983: 287. M, P. Brazil.
minutissimus Oliveira, 1967: 417. M, F. Brazil.
verruculosus Sæther, 1983: 289. M, P. Mexico; NA.

Genus ***Mesosmittia*** Brundin, 1956a: 163.
See Ashe (1983: 34).
truncata Sæther, 1985: 51. M. Panamá.

Genus ***Metriocnemus*** v. d. Wulp, 1874: 136.
abdominoflavatus Picado, 1913: 284. L, P, F, M. Costa Rica; NA.
costatus Sublette & Sasa, 1994: 22. M, F, P, L. Guatemala.
fuscipes (Meigen, 1818: 49); *(Chironomus)*. Not Neotropical. See !C! 61.
lautus Sublette & Sasa, 1994: 24. M. Guatemala.
picipes (Meigen, 1818: 52); *(Chironomus)*. Not Neotropical. See !C! 61.
tropicus Kieffer, 1917: 363. F. Paraguay.
virgatus Sublette & Sasa, 1994: 25. M, F, P, L. Guatemala.

Genus ***Nanocladius*** Kieffer, 1913: 31.
See Ashe (1983: 36).
bubrachiatus Epler, 1986b: 320. P, L. Honduras; +Belize (leg. W. L. Shepard, det. M. Spies).

Genus ***Parametriocnemus*** Goetghebuer, 1932: 22.
See Ashe (1983: 40).
lundbeckii (Johannsen, 1905: 302); *(Metriocnemus)*. Repl. name for *Chironomus nanus* Lundbeck, 1898: 285 (preocc. by Meigen, 1818). M, F. Greenland; Guatemala, St. Vincent, NA.

Genus ***Paraphaenocladius*** Spärck & Thienemann, 1924: 223.
See Ashe (1983: 40).
exagitans [(Johannsen, 1905: 303); *(Metriocnemus)*. M. USA] subspecies ***longipes*** Sæther & Wang, 1995: 52. M. Costa Rica; ?Bolivia, ?Guatemala, St. Vincent, Trinidad. !C! 36.

Genus ***Paratrissocladius*** Zavrel, 1937: 10.
See Ashe (1983: 41).
acuminatus (Edwards, 1931: 274); *(Cardiocladius)*. M. Chile.

Genus ***Petalocladius*** Sublette & Wirth, 1972: 1.
See Ashe (1983: 42).
setosus Sublette & Wirth, 1972: 2. M, F. Jamaica.

Genus ***Physoneura*** Ferrington & Sæther, 1995: 58.
Type sp.: *Spaniotoma (Smittia) nigroflava* Edwards (orig. des.).
minuscula (Edwards, 1931: 301); *(Spaniotoma (Smittia))*. M. Chile.
nigroflava (Edwards, 1931: 300); *(Spaniotoma (Smittia))*. M. Argentina.

Genus ***Pseudosmittia*** Edwards, 1932: 141.
Type sp.: *Spaniotoma (Smittia) angusta* Edwards (orig. des.). See !C! 37.
antillaria Sæther, 1981: 29. M. St. Vincent.
bilobulata (Edwards, 1931: 299); *(Spaniotoma (Smittia))*. M. Argentina.
digitata Sæther, 1981: 25. M, F. St. Lucia; St. Vincent.
forcipata (Goetghebuer, 1921: 87); *(Camptocladius)*. M. Belgium; Guatemala, HA.
neobilobulata Paggi, 1993b: 172. M. Argentina.

Genus ***Rhinocladius*** Edwards, 1931: 268.
See Ashe (1983: 48).
culicinus Edwards, 1931: 271. F. Argentina; Chile.
longirostris Edwards, 1931: 270. M, F. Chile.

Genus ***Smittia*** Holmgren, 1869: 47.
See Ashe (1983: 49).
pratorum (Goetghebuer, 1927: 101); *(Camptocladius)*. M. ?Argentina, ?Chile (Juan Fernandez Islands) [doubtful identifications], HA.
windwardensis Sæther, 1981: 23. M, F. St. Vincent; St. Lucia.

Genus ***Stictocladius*** Edwards, 1931: 279.
See Ashe (1983: 50; as subgenus of *Diplocladius* Kieffer).

calonotus (Edwards, 1931: 282); *(Spaniotoma (Stictocladius))*. M, F. Argentina; Chile.

flavozonatus (Edwards, 1931: 281); *(Spaniotoma (Stictocladius))*. M, F. Argentina.

pulchripennis (Edwards, 1931: 280); *(Spaniotoma (Stictocladius))*. M, F. Argentina; Chile.

Genus ***Symbiocladius*** Kieffer, 1925: 565.
See Ashe (1983: 50).

wygodzinskyi Roback, 1965b: 115. F, phM, L, P. Argentina; Chile. !C! 38.

Genus ***Tempisquitoneura*** Epler in Epler & De la Rosa, 1995: 50.
Type sp.: *T. merrillorum* Epler (orig. des. and monotypy).

merrillorum Epler, 1995: 56. M, F, P, L. Costa Rica.

Genus ***Thienemanniella*** Kieffer, 1911: 201.
See Ashe (1983: 52).

costalis (Edwards, 1931: 302), comb. nov.; *(Corynoneura (Thienemanniella))*. M. Argentina.

desertica Paggi, 1985b: 49. M. Argentina.

medialis Sublette & Sasa, 1994: 28. M, F. Guatemala.

semifimbriata Sæther, 1981: 32. M, F, P, L. St. Vincent; Costa Rica, Guatemala.

similis (Malloch, 1915: 413); *(Corynoneura)*. F. USA; Puerto Rico.

spreta (Roback, 1962: 2); *(Corynoneura (Thienemanniella))*. M. Panamá; Guatemala, St. Vincent. Jun. syn.: *Thienemanniella sanctivincenta* Sæther, 1981: 37. M, F, P, L. St. Vincent.

Unplaced valid species in Orthocladiinae

Hydrobaenus (Limnophyes) ***fernandezensis*** Wirth, 1952: 101. M, F. Chile (Juan Fernandez Islands).

"Ljungneria" (nomen nudum) ***patagonica*** Brundin, 1963: 430. M. "mountain streams of the south Andes".

Metriocnemus ***ancudensis*** Edwards, 1931: 274. M. Chile. !C! 39.

Metriocnemus ***aurantiacus*** Edwards, 1931: 273. F. Chile.

Metriocnemus ***fasciventris*** Edwards, 1931: 319. M. Argentina.

Metriocnemus ***griseovittatus*** Edwards, 1931: 271. M. Argentina. !C! 40.

Metriocnemus ***longicostalis*** Edwards, 1931: 273. M. Chile. !C! 39.

Metriocnemus ***subrostratus*** Edwards, 1931: 272. F. Argentina.

Spaniotoma (Eukiefferiella) ***claviculata*** Edwards, 1931: 291. M, F. Argentina.

Spaniotoma (Orthocladius) ***albitarsis*** Edwards, 1931: 286. M. Argentina.

Spaniotoma (Orthocladius) ***barilochensis*** Edwards, 1931: 290. M. Argentina. !C! 41.

Spaniotoma (Orthocladius) ***calomicra*** Edwards, 1931: 285. F. Argentina.

Spaniotoma (Orthocladius) ***eurycnemoides*** Edwards, 1931: 284. F. Argentina.

Spaniotoma (Orthocladius) ***patagonica*** Edwards, 1931: 290. M, F. Argentina.

Spaniotoma (Smittia) ***magellanica*** Edwards, 1931: 298. F. Chile.

Spaniotoma (Stictocladius) ***almeidai*** Oliveira, 1946: 279. M, F. Brazil.

Spaniotoma (Trichocladius) ***brachypus*** Edwards, 1931: 279. F. Argentina.

Spaniotoma (Trichocladius) ***lateralis*** (Walker, 1837: 332) [nec *Chironomus lateralis* Goetghebuer, 1934: 94 (jun. prim. homonym; PA)]; *(Chironomus)*. M. Chile; Argentina.

Spaniotoma (Trichocladius) ***latiforceps*** Edwards, 1931: 278. M. Chile; Argentina.

Spaniotoma (Trichocladius) ***luteibasis*** Edwards, 1931: 278. F. Argentina.

Nomina dubia in Orthocladiinae

Camptocladius petiolatus Kieffer, 1917: 358. F. Paraguay.

Dactylocladius boliviensis Kieffer, 1917: 361. F. Bolivia.

Dactylocladius longipalpis Kieffer, 1917: 360. M. Bolivia.

Dactylocladius peruvianus Kieffer, 1917: 360. M. Peru.

Diplocladius ioergenseni Kieffer, 1909: 328. Incorr. orig. spelling: "Iörgenseni"; incorr. subseq. spellings: "jörgenseni", and "jorgenseni". M. Argentina.

Metriocnemus argentinensis Kieffer, 1925: 83. F. Argentina.

Orthocladius chilensis Kieffer, 1906b: 354. F. Chile.

Orthocladius macrorhynchus Kieffer, 1906b: 353. F. Chile.

Orthocladius perpusillus Enderlein, 1912: 106. F. Argentina.

Orthocladius (Trichocladius) fissicornis Kieffer, 1906b: 355 (subgeneric position on p. 356). M. Chile.

Genus *Pseudhydrobaenus* Brèthes, 1912: 219.
See Ashe (1983: 45). Incorr. (var.) orig. spelling (ICZN Article 32c(iv)): "Pseudhidrobaenus".

Pseudhydrobaenus porteri Brèthes, 1912: 219. M. Chile.

Genus *Spaniotoma* Philippi, 1865: 629.
See Ashe (1983: 49).

Spaniotoma bivittata Philippi, 1865: 629. F. Chile.

Spaniotoma unicolor Philippi, 1865: 629. F. Chile.

Unavailable names combined with **Orthocladiinae**

Genus "Ljungneria" Brundin (1963: 430) nomen nudum (ICZN Article 13b).

Genus "Tempesquitoneura" Epler & De la Rosa in Ferrington & Sæther (1995: 63) nomen nudum (ICZN Article 13a(i)).

Subfamily Podonominae
See !C! 44

Genus ***Parochlus*** Enderlein, 1912: 109.
See Ashe (1983: 41).

araucanus Brundin, 1966: 140 [not Brundin, 1963 (Name not made available; ICZN Article 13a)]. M, F, P. Chile (incl. Juan Fernandez Islands); Argentina. !C! 42.

ayseni Brundin, 1966: 175. M, F. Chile; Argentina.

chiloensis Brundin, 1966: 130. M, F. Chile.

crassicornis Brundin, 1966: 153. phM, P. Chile; Argentina.

cristatus Brundin, 1966: 175. M. Argentina.

darwini Brundin, 1966: 172. M. Chile.

duseni Brundin, 1966: 129. M, F. Chile; Argentina.

fascipennis Brundin, 1966: 179. F. Chile.

fuegianus Enderlein, 1912: 109. F. Argentina.

grandilobus Brundin, 1966: 133. M. Chile.

incaicus Brundin, 1966: 140 [not Brundin, 1963 (Name not made available; ICZN Article 13a)]. P. Bolivia; Peru.

kiefferi (Garrett, 1925: 8); *(Paratanypus)*. Jun syn.: *Podonomus peregrinus* Edwards, 1929: 296. Not Neotropical. See !C! 42.

montivagus Brundin, 1966: 165 [not Brundin, 1963 (Name not made available; ICZN Article 13a)]. M, phF, P. Chile; Argentina.

nigrinus nigrinus (Edwards, 1931: 258); *(Podonomus)*. M, F. Argentina; Chile (incl. Juan Fernandez Islands).

nigrinus peruvianus Brundin, 1966: 171. A, P. Peru; Bolivia.

pallidus Brundin, 1966: 133. M, F. Chile.

patagonicus Brundin, 1966: 140. P. Argentina.

pilosus (Bigot, 1891: 3); *(Tanypus)*. F. Chile; ?Argentina.

selkirki (Wirth, 1952: 95); *(Podonomus)*. M, F. Chile (Juan Fernandez Islands).

skottsbergi Brundin, 1966: 163. M. Chile.

spinipalpis Brundin, 1966: 137. M. Chile.

squamipalpis (Edwards, 1931: 258); *(Podonomus)*. F. Argentina; Chile.

steinenii (Gercke, 1889: 153); *(Tanypus)*. Incorr. orig. spelling: "Steinenii"; incorr. subseq. spellings: "Steineni", and "steineni". Not Neotropical. See !C! 43.

tricornis Brundin, 1966: 163. M. Chile.

trigonocerus Brundin, 1966: 148 [not Brundin, 1963 (Name not made available; ICZN Article 13a)]. M, P. Chile; Argentina.

tubulicornis Brundin, 1966: 165. M, phF, P. Argentina; Chile.

villaricensis Brundin, 1966: 137. M. Chile.

wellingtoni Brundin, 1966: 176. M. Chile.

Genus ***Podochlus*** Brundin, 1966: 240.
See Ashe (1983: 43).

beschi Brundin, 1966: 253. M, F. Chile.

conjunctus Brundin, 1966: 261. M. Chile.

flexistylus Brundin, 1966: 265. M, Pex. Chile.

gracilistylus Brundin, 1966: 265. M. Chile.

longisetus Brundin, 1966: 262. M, F. Chile.

magellanicus Brundin, 1966: 254. M. Chile.

osornensis Brundin, 1966: 266. M. Chile.

parvilobus Brundin, 1966: 265. M. Chile.

paynensis Brundin, 1966: 254. M. Chile.

pusillus Brundin, 1966: 262. M, P. Chile.

robsoni Brundin, 1966: 262. M, P. Chile.

simplex (Edwards, 1931: 263); *(Podonomus)*. M, F. Chile.

subantarcticus Brundin, 1966: 266. M. Chile.

tenuicornis Brundin, 1966: 260. M, P. Argentina; Chile.

valdesianus Brundin, 1966: 266. M. Chile.

Genus ***Podonomopsis*** Brundin, 1966: 272 [not Brundin, 1963 (Name not made available; ICZN Article 13a)]. Type sp.: *P. mutica* (Edwards, 1931: 262) (orig. des. of Brundin 1966).

andina Brundin, 1966: 282. M, F, P. Chile.

brevipalpis Brundin, 1966: 285. M, F, P. Chile; Argentina.

illiesi Brundin, 1966: 281. M, F, P, L. Peru.

mutica (Edwards, 1931: 262); *(Podonomus)*. M. Argentina.

torrentium Brundin, 1966: 284. M, P. Chile.

Genus ***Podonomus*** Philippi, 1865: 601.
See Ashe (1983: 43), but compare !C! 44. Jun. syn. *Ochlus* Enderlein, 1912.

acutus Wirth, 1952: 98. M. Chile (Juan Fernandez Islands).

albinervis Edwards, 1931: 261. M, F, P. Argentina; Chile.

apolobambae Brundin, 1966: 230. M, F, P. Bolivia; Peru.

besti Brundin, 1966: 204. M, F, P. Argentina; Chile.

bipartitus Brundin, 1966: 206. M, P. Chile.

caranqui Roback, 1970: 150. M, F, P. Ecuador.

chilensis Brundin, 1966: 206. M, F, P. Chile.

decarthrus Edwards, 1931: 261. M, F. Argentina.

discistylus Wirth, 1952: 96. M, F. Chile (Juan Fernandez Islands).

edwardsi Brundin, 1966: 206 [not Brundin, 1956b: 220 (Name not made available; ICZN Article 13a)]. M. Chile.
fastigians Brundin, 1966: 228. M, F, P. Bolivia; Peru.
fittkaui Brundin, 1966: 223. M, F, P. Peru; Bolivia.
illiesi Brundin, 1966: 211. M, F, P. Chile.
inermis Brundin, 1966: 232. M, F, P. Chile; Argentina, ?Peru.
kuscheli Wirth, 1952: 95. M, F. Chile (Juan Fernandez Islands).
longispinus Brundin, 1966: 209. M. Peru; Bolivia.
maculatus Brundin, 1966: 238. M, F, P. Bolivia.
magellanicus Brundin, 1966: 208. M, P. Chile.
montanus Brundin, 1966: 216. M, F, P. Chile; Argentina.
nordenskjoeldi Brundin, 1966: 234. M. Chile.
nudipennis Edwards, 1931: 262. M. Argentina; Chile.
orbiculatus Brundin, 1966: 224. P. Chile.
oreophilus Brundin, 1966: 219. phF, P. Chile.
parvicornis Brundin, 1966: 236. P. Bolivia.
paynensis Brundin, 1966: 234. M, F, P. Chile.
quito Roback, 1970: 157. M, F, P, Lex. Ecuador.
radonichi Brundin, 1966: 209. M, P. Chile.
regalis Brundin, 1966: 235. M, F, P. Bolivia; Peru, Ecuador.
reticulatus Brundin, 1966: 239. F, P. Chile.
rivulorum Brundin, 1966: 215. M, F, P. Chile; Argentina.
setosus Brundin, 1966: 232. M, F, P. Chile.
stigmaticus Philippi, 1865: 602. F. Chile (Type locality stated as forgotten). !C! 44.
uschuaiensis (Enderlein, 1912: 108); *(Ochlus)*. F. Argentina. !C! 44.
valdesianus Brundin, 1966: 212. M. Chile.

Genus ***Rheochlus*** Brundin, 1966: 269.
See Ashe (1983: 47).
insignis Brundin, 1966: 269. M, F. Chile.
prolongatus Brundin, 1966: 271. M. Argentina.

Unplaced valid subspecies in **Podonominae**
Parochlus steinenii ***steinenii*** Brundin, 1966: 159. Incorr. orig. spelling: "steineni". M, F, P. Chile; Argentina. !C! 43.
Parochlus steinenii ***brevipennis*** Brundin, 1966: 162. M, F, P. Chile. !C! 43.

Nomina dubia in **Podonominae**
Genus *Paradiamesa* Brèthes, 1909: 86.
See Ashe (1983: 39).
Paradiamesa andina Brèthes, 1909: 86. F. Argentina.

Unavailable name combined with **Podonominae**
Genus "Podonomites" Brundin (1963: 428) nomen nudum (ICZN Article 13 a, b).

Subfamily Prodiamesinae

Genus *Monodiamesa* Kieffer, 1922: 287.
See Ashe (1983: 35).
bathyphila (Kieffer, 1918: 102); *(Prodiamesa)*. Not Neotropical. !C! 45.

Unavailable name combined with *Monodiamesa*
"chilensis" Brundin (1956b: 216) nomen nudum (ICZN Article13a).

Genus *Prodiamesa* Kieffer, 1906a: 37.
See Ashe (1983: 44).
rufovittata Goetghebuer, 1932: 151. Not Neotropical. !C! 45.

Subfamily Tanypodinae

Genus ***Ablabesmyia*** Johannsen, 1905: 135.
See Ashe (1983: 9, 28). Sen. syn.: *Isoplastus* Skuse, 1889 (preocc. by Horn, 1880).
bianulata Paggi, 1988: 329. M, F. Argentina. !C! 46.
cinctipes (Johannsen, 1946: 271); *(Pentaneura)*. M. USA; Bahamas, Belize, Guatemala, Mexico, St. Vincent.
costarricensis (Picado, 1913: 281); *(Isoplastus)*. Incorr. subseq. spelling: "costaricensis". L, P, F. Costa Rica.
infumata (Edwards, 1931: 249); *(Pentaneura)*. M. Chile; Argentina.
metica Roback, 1983: 239. M, ?F. Colombia.
monilis (Linnaeus, 1758: 587); *(Tipula)*. A. "Europe"; ?Venezuela, HA, OR.!C! 47.
peleensis (Walley, 1926: 64); *(Tanypus)*. M, F. Canada; ?Puerto Rico, NA.
punctulata (Philippi, 1865: 599); *(Chironomus)*. A. Chile; Argentina. !C! 48.

Genus ***Alotanypus*** Roback, 1971a: 95.
See Ashe (1983: 10).
venustus (Coquillett, 1902: 91); *(Tanypus)*. USA. M. Costa Rica, Guatemala.

Genus ***Clinotanypus*** Kieffer, 1913: 157.
See Ashe (1983: 17).
brasiliensis Oliveira, 1953: 279. M. Brazil.
sallesi Oliveira, 1953: 276. M. Brazil.

Genus ***Coelotanypus*** Kieffer, 1913: 154.
See Ashe (1983: 18).
amoenis Roback, 1963: 172. F. Brazil.
atus Roback, 1971a: 37. M, F. USA; Mexico, Puerto Rico.
cletis Roback, 1963: 174. Incorr. subseq. spelling: "cletic". M. Jamaica; Cuba.

concinnus (Coquillett, 1895: 308); *(Tanypus)*. F. USA; Costa Rica, Mexico, +Nicaragua (ZSM), Puerto Rico.
delpontei Edwards, 1931: 318. M. Argentina.
dimorphus Rempel, 1939: 215. Brazil.
feris Roback, 1963: 169. F. Surinam; Guyana.
humeralis (Loew, 1866: 3); *(Tanypus)*. M, F. Cuba; Panamá.
insulanus Johannsen, 1938: 220. Incorr. subseq. spelling: "insulans". F. Puerto Rico.
lobensis Paggi, 1993a: 5. M, F, Pex, L. Argentina.
naelis Roback, 1963: 170. F. Surinam; Mexico, Panamá, NA.
olmecus Roback, 1965a: 33. M, F. Mexico; Nicaragua.
ringueleti Paggi, 1986: 139. M, F. Argentina.
ruficollis Edwards, 1931: 318. Incorr. subseq. spelling: "ruficolis". M, F. Argentina.
scapularis (Loew, 1866: 2); *(Tanypus)*. Incorr. subseq. spelling: "scapulis". M, F. USA; ?Argentina, Mexico, +Nicaragua (ZSM), Panamá, ?Venezuela, NA.
tibialis Edwards in Lenz, 1939: 183. M, F. Brazil.
toltecus Roback, 1965a: 32. F. Mexico.
tricolor (Loew, 1861: 309); *(Tanypus)*. F. USA; Costa Rica, Mexico.
viridiventris Edwards, 1931: 318. F. Argentina.

Nomina dubia in *Coelotanypus*
mendax (Lynch Arribálzaga, 1893: 234); *(Tanypus)*. M, F. Argentina; ?Chile.
neotropicus (Kieffer, 1917: 339); *(Clinotanypus)*. F. Paraguay; ?Argentina. !C! 49.

Genus ***Djalmabatista*** Fittkau, 1968b: 328.
See Ashe (1983: 21).
amancii Fittkau, 1968b: 344. M. Brazil.
antonii Fittkau, 1968b: 335. M, F, P. Brazil.
dellomei Fittkau, 1968b: 342. M. Brazil.
director Fittkau, 1968b: 332. M, P. Brazil.
ivanyae Fittkau, 1968b: 340. M. Brazil.
lacustris Paggi, 1984: 342. M, F, Pex, Lex. Argentina.
pulchra (Johannsen, 1908: 273); *(Protenthes)*. F. USA; Brazil, ?Costa Rica, ?Guatemala, ?Mexico, Nicaragua, NA.
travassosi Carraro, Oliveira & Rego, 1992: 57. M, F. Brazil.

Genus ***Fittkauimyia*** Karunakaran, 1969: 75.
See Ashe (1983: 24).
crypta Serrano & Nolte, 1996: 252. L, P, M, F. Brazil.

Genus ***Labrundinia*** Fittkau, 1962: 372.
See Ashe (1983: 31).
fera Roback, 1987b: 218. M. Colombia.
fosteri Roback, 1987b: 218. M. Colombia.
hirsuta Roback, 1987b: 221. M. Colombia.
maculata Roback, 1971a: 278. M. USA; Mexico, Trinidad.
meta Roback, 1987b: 220. M. Colombia.
opela Roback, 1987b: 218. M. Colombia.
parabecki Roback, 1987b: 215. M. Colombia.
pilosella (Loew, 1866: 5); *(Tanypus)*. F. USA; Mexico, Puerto Rico, NA.
separata (Edwards, 1931: 252); *(Pentaneura)*. M, F. Argentina.
tenata Roback, 1987b: 214. M. Colombia.

Genus ***Larsia*** Fittkau, 1962: 339.
See Ashe (1983: 31).
fittkaui Sublette & Sasa, 1994: 3. M, F, Pex. Guatemala; +Nicaragua (ZSM).
pallescens (Edwards, 1931: 251); *(Pentaneura)*. M, F. Argentina.
planensis (Johannsen, 1946: 284); *(Pentaneura)*. M. USA; Guatemala, Mexico, NA.
reissi Sublette & Sasa, 1994: 4. M, F, Pex. Guatemala.

Genus ***Laurotanypus*** Oliveira, Messias & Silva-Vasconcelos, 1992: 161.
Type sp.: *L. travassosi* Oliveira, Messias & Silva-Vasconcelos, 1992: 161 (orig. des. and monotypy).
travassosi Oliveira, Messias & Silva-Vasconcelos, 1992: 161. M, F. Brazil.

Genus ***Monopelopia*** Roback, 1962: 394.
See Ashe (1983: 35).
boliekae Beck & Beck, 1966: 335. M, F, L, Pex. USA; Colombia, NA.

Genus ***Naelotanypus*** Roback, 1982c: 135.
See Ashe (1983: 36).
viridis Roback, 1982c: 135. M. Colombia; +Surinam (ZSM).

Genus ***Paramerina*** Fittkau, 1962: 317.
See Ashe (1983: 40).
fasciata Sublette & Sasa, 1994: 6. M, F, Pex, Lex. Guatemala.
smithae (Sublette, 1964: 100); *(Pentaneura)*. M. USA; Mexico.

Genus ***Pentaneura*** Philippi, 1865: 629.
(Includes subgenus *Hudsonimyia* Roback, 1971: 1; see Sublette and Sasa 1994: 8).
See Ashe (1983: 41 and 28), but see !C! 50.
cinerea (Philippi, 1865: 601); *(Chironomus)*. M. Chile; Argentina. Jun. syn.: *Pentaneura grisea* Philippi, 1865: 630. F. Chile. !C! 50.
elisae Fittkau, 1962: 369. F, P. Chile.

inconspicua (Malloch, 1915: 371); *(Tanypus)*. M, F. USA; Mexico, NA.
indecisa (Williston, 1896: 276); *(Tanypus)*. M, F. St. Vincent; NA.
vittaria Sublette & Sasa, 1994: 8. M, Pex. Guatemala.

Genus ***Procladius*** Skuse, 1889: 283.
See Ashe (1983: 44).
bellus (Loew, 1866: 4); *(Tanypus)*. A. USA; Mexico, NA.
culiciformis (Linnaeus, 1767: 978); *(Tipula)*. A. Sweden; Mexico, NA, PA. Jun. syn.: *Protenthes claripennis* Malloch, 1915: 387. M, F. USA.
etatus Roback, 1982b: 124. M. Colombia; Costa Rica.
mozambique Roback, 1982b: 124. M, F. Colombia.
stroudi Roback, 1982b: 122. M, F. Colombia.

Genus ***Tanypus*** Meigen, 1803: 260.
See Ashe (1983: 51). Sen. syn. (suppressed by ICZN): *Pelopia* Meigen, 1800.
catemaco (Roback, 1964a: 141); *(Pelopia)*. M. Mexico.
lauroi Serpa-Filho & Oliveira, 1992: 259. M. Brazil.
lenzi, nom. nov. [for *Pelopia marginata* Lenz, 1950: 503 (preocc. by Kieffer, 1918a)]. L, P. Brazil. !C! 51.
neopunctipennis Sublette, 1964: 118. M, F. USA; Bahamas, Mexico.
punctipennis Meigen, 1818: 61. A. Type loc. not given; ?Argentina, ?Brazil, ?Chile, PA, NA, OR. Jun. syn.: *Chironomus pictipennis* Philippi, 1865: 599. A. Chile. !C! 52.
stellatus Coquillett, 1902: 89. F. USA; Brazil, Nicaragua, NA.

Unplaced valid species in Tanypodinae
Anatopynia ***apicina*** Edwards, 1931: 240. M, F. Argentina; Chile. !C! 53.
Anatopynia ***brunnea*** Edwards, 1931: 244. M. Chile. !C! 53.
Anatopynia ***confluens*** Edwards, 1931: 246. M. Argentina. !C! 53.
Anatopynia ***dizona*** Edwards, 1931: 246. F. Argentina; Chile. !C! 53.
Anatopynia ***fuegiana*** Edwards, 1931: 243. M. Chile. !C! 53.
Anatopynia ***pallescens*** Edwards, 1931: 245. M, F. Argentina; Chile. !C! 53.
Anatopynia ***trizona*** Edwards, 1931: 247. F. Chile. !C! 53.
Anatopynia ***vittigera*** Edwards, 1931: 242. M, F. Argentina; Chile (incl. Juan Fernandez Islands). !C! 53.
Anatopynia ***xanthina*** Edwards, 1931: 245. F. Argentina. !C! 53.
Anatopynia (Macropelopia) ***colombiana*** Rempel, 1937: 414. M, F, P. Colombia.
Macropelopia ***roblesi*** Vargas, 1946: 80. M, F. Mexico.
Pentaneura ***marmorata*** Johannsen, 1938: 219. F. Puerto Rico; Mexico.
Tanypus ***brooksi*** Gerry, 1933: 94. M. Jamaica.
Tanypus ***flaveolus*** Williston, 1896: 275. M. St. Vincent; ?Puerto Rico.
Tanypus ***pubicornis*** (Fabricius, 1805: 43); *(Chironomus)*. M. "South America"; ?Argentina. !C! 54.

Nomina dubia in Tanypodinae
Macropelopia bellipes Kieffer, 1925: 90. M. Argentina.
Procladius brevipalpis Kieffer, 1921: 182. M. Paraguay.
Tanypus bicoloripennis Kieffer, 1917: 335. F. Paraguay.
Tanypus bruchi Kieffer, 1925: 85. M. Argentina.
Tanypus cirratus Kieffer, 1925: 88. M. Argentina.
Tanypus crassistylus Kieffer, 1925: 90. M. Argentina.
Tanypus elongatus Kieffer, 1925: 85 (stat. nov.; see !C! 55.). M. Argentina.
Tanypus excavatus Kieffer, 1925: 89. M. Argentina.
Tanypus fiebrigi Kieffer, 1917: 336. F. Paraguay.
Tanypus fraterculus Lynch Arribálzaga, 1893: 233. M, F. Argentina. !C! 56.
Tanypus myrmedon Kieffer, 1917: 338. M. Paraguay.
Tanypus neotropicus Kieffer, 1917: 336. F. Paraguay.
Tanypus pelargus Kieffer, 1917: 337. M. Paraguay.
Tanypus tenuistylus Kieffer, 1925: 88. M. Argentina.
Tanypus transversalis Kieffer, 1925: 86 (stat. nov.; see !C! 55.). M. Argentina.

Invalid name in Tanypodinae
Tanypus griseipennis Kieffer, 1917: 338 (preocc. by v. d. Wulp, 1859). F. Paraguay. !C! 57.

Subfamily Telmatogetoninae

Genus ***Halirytus*** Eaton, 1875: 60.
See Ashe (1983: 26). Jun. syn.: *Jacobsiella* Rübsaamen, 1906.
magellanicus (Jacobs, 1900: 107); *(Belgica)*. M. Chile; ANT.

Genus ***Telmatogeton*** Schiner, 1866: 931.
See Ashe (1983: 51). Incorr. subseq. spelling: "Telmatogen".
alaskense Coquillett, 1900a: 395. M. USA; Mexico, NA.
atlanticum Oliveira, 1950a: 470. M. Brazil.
latipenne Wirth, 1949: 172. M, F. Mexico (Revillagigedo Islands).
nanum Oliveira, 1950a: 472. M, F. Brazil.
simplicipes Edwards, 1931: 307. M. Chile.
trochanteratum Edwards, 1931: 305. M, F. Chile.

Genus *Thalassomya* Schiner, 1856: 218.
See Ashe (1983: 52). Incorr. subseq. spelling: "Thalassomyia". Jun. syn.: *Galapagomyia* Johnson, 1924.

bureni Wirth, 1949: 167. M, F. USA; Mexico, "to Panamá and the West Indies" (Wirth 1969).

cocosensis Hashimoto, 1979: 272. M, F. Costa Rica (Cocos Island).

frauenfeldi Schiner, 1856: 218. F. Italy; ?Uruguay, PA. !C! 58.

longipes (Johnson, 1924: 86); *(Galapagomyia)*. M, F. Ecuador (Galápagos Islands); Mexico (Tres Marias Islands).

pilipes Edwards, 1928: 60. M, F. U.S. Samoa; Ecuador (Galápagos Islands), Mexico, AU, NA, OR. !C! 59.

Subfamily status unknown

Unplaced valid species in Chironomidae

Chironomus ***articuliferus*** Blanchard, 1852: 336. A. Chile. !C! 60.

Chironomus ***carbo*** Philippi, 1865: 600. M. Chile. !C! 61.

Chironomus ***maculatus*** Fabricius, 1805: 40. M. "South America". !C! 62.

Chironomus ***maculosipennis*** Kieffer, 1906a: 19. Repl. name for *Chironomus maculipennis* Blanchard, 1852: 335 (preocc. by Meigen, 1818). A. Chile. !C! 60.

Chironomus ***obscurellus*** Blanchard, 1852: 336. A. Chile. !C! 60.

Chironomus ***pallidulus*** Blanchard, 1852: 335. A. Chile. !C! 60.

Chironomus ***tessellatus*** Blanchard, 1852: 336. A. Chile. !C! 60.

Nomina dubia in Chironomidae

Burmeisteria photophila Weyenbergh, 1886: 130. M. Argentina. !C! 63.

Camptocladius nigripectus Bigot, 1891: 2. M. Chile.

Chironomus baraderensis Lynch Arribálzaga, 1893: 244. F. Argentina.

Chironomus conffusus Lynch Arribálzaga, 1893: 257. Incorr. subseq. spellings: "confusus", "confussus". M. Argentina.

Chironomus delicatulus Philippi, 1865: 600. A. Chile.

Chironomus eburneocinctus Philippi, 1865: 599. F. Chile. !C! 32.

Chironomus hircus Weyenbergh, 1886: 129. ?F. Argentina.

Chironomus holochlorus Philippi, 1865: 600. A. Chile.

Chironomus innocens Weyenbergh, 1886: 130. ?M. Argentina.

Chironomus insignis Wiedemann, 1828: 547. F. Brazil.

Chironomus lepidellus Kieffer, 1906a: 19. Repl. name for *Chironomus lepidus* Weyenbergh, 1886: 130 (preocc. by Meigen, 1830). ?F. Chile.

Chironomus melas Philippi, 1865: 600. A. Chile.

Chironomus nocturnus Lynch Arribálzaga, 1893: 248. M. Argentina.

Chironomus pica Philippi, 1865: 600. A. Chile.

Chironomus platensis Lynch Arribálzaga, 1893: 255. M. Argentina.

Chironomus sanus Weyenbergh, 1886: 129. ?F. Argentina.

Chironomus severus Weyenbergh, 1886: 130. ?F. Argentina.

Chironomus tutulifer Weyenbergh, 1886: 130. Incorr. subseq. spelling: "tubulifer". A. Argentina.

Chironomus villosus Bigot, 1891: 3. M, F. Chile.

Invalid names in Chironomidae

Genus *Burmeisteria* Weyenbergh, 1886: 130 (preocc. by Gray, 1865, and by Salter, 1865). !C! 63.

Chironomus atomarius Lynch Arribálzaga, 1893: 248 (preocc. by Zetterstedt, 1850). F. Argentina. !C! 64.

Chironomus debilis Lynch Arribálzaga, 1893: 256 (preocc. by Meigen, 1830). F. Argentina. !C! 64.

Chironomus obscuripennis Lynch Arribálzaga, 1893: 243 (preocc. by Holmgren, 1869). F. Argentina. !C! 64.

Taxa removed from Chironomidae

Genus *Cotocripus* Brèthes, 1912: 451. Jun. syn. of *Culicoides (Oecacta)* in Family Ceratopogonidae acc. to Wirth (1974: 14.27).

Culicoides (Oecacta) caridei (Brèthes, 1912: 452); *(Cotocripus)*. Acc. to Wirth (1974: 14.29).

Polymera hirticornis (Fabricius, 1805: 46); *(Chironomus)*. In Family Limoniidae acc. to Savchenko et al. (1992: 232).

Genus *Psychophaena* Philippi, 1865: 628. Jun. syn. of *Culicoides (Oecacta)* in Family Ceratopogonidae acc. to Wirth (1974: 14.27).

Culicoides (Oecacta) pictipennis (Philippi, 1865: 628); *(Psychophaena)*. Acc. to Wirth (1974: 14.36).

Genus *Tetraphora* Philippi, 1865: 630. Jun. syn. of *Forcipomyia (Forcipomyia)* in Family Ceratopogonidae acc. to Wirth (1974: 14.3).

Forcipomyia (Forcipomyia) fusca Philippi, 1865: 630; *(Tetraphora)*. Acc. to Wirth (1974: 14.5).

2.2 Additional genera

In addition to the taxa listed in chapter 2.1, the sources surveyed contain a considerable number of genera only recorded from the Neotropical region through unnamed species. Such information has not previously been included in similar regional summaries, probably because its taxonomic accuracy was ranked below that of binominal records.

The present authors regard these data as important enough to merit a separate listing as given below. Apart from their importance in zoogeographic considerations, they help illustrate in striking fashion what comparatively large gaps remain in our knowledge of Neotropical Chironomidae.

A ? in the table below signifies information not provided by the sources quoted in the far right column. The symbol + marks a previously unpublished distributional record (compare chapter 2.1 under "Geographic data"). For abbreviations of life stages see the list in appendix chapter 4.2.

Taxa	Recorded Distribution	Life Stages	References
Subfamily Aphroteniinae			
Aphroteniella Brundin	Chile	Pex	Brundin (1966: 352)
[Jun. syn.: *Anaphrotenia* Brundin]			
Subfamily Chironominae			
Cladotanytarsus Kieffer [!C! 11.]	+Brazil	L, Pex	ZSM
	Costa Rica	A	Watson & Heyn (1992: 260)
	Mexico	M	ZSM. See !C! 11.
	Nicaragua	L	Palomäki (1987: 46)
	Nicaragua	L	Bylmakers & Sobalvarro (1988: 34)
Gillotia Kieffer	Brazil	Pex	Reiss (1984: 5)
Glyptotendipes Kieffer	Argentina	?	Bechara & Varela (1990: 52)
	Argentina	L	Marchese & Ezcurra de Drago (1992: 10)
	Brazil	L	Higuti et al. (1993: 69)
	Costa Rica	L	Watson & Heyn (1992: 259)
	Uruguay	L	Chalar (1994: 138)
Harnischia Kieffer	Costa Rica	P	Watson & Heyn (1992: 259)
	Ecuador	L	Turcotte & Harper (1982b: 143)
Hyporhygma Reiss	?	?	Ashe et al. (1987: 43)
Microtendipes Kieffer	Costa Rica	L	Watson & Heyn (1992: 259)
	Peru	L	Roback (1966: 331)
Paracladopelma Harnisch	Brazil	L	Trivinho-Strixino & Strixino (1993: 107)
	Costa Rica	A	Watson & Heyn (1992: 259)
Paratendipes Kieffer	+Bolivia	Pex	ZSM
	+Brazil	Pex	Ospina Torres (1992: 37ff.)
	+Colombia	M	ZSM
	+Costa Rica	M	ZSM
	+Panamá	M	ZSM
	Peru	L	Roback (1966: 332)
	Uruguay	L	Chalar (1994: 138)
Pontomyia Edwards	Belize	L, Pex, F	Bretschko (1981: 381)
Robackia Sæther	Argentina	?	Bechara & Varela (1990: 52)
	Brazil	Pex	Reiss (1984: 5)
Saetheria Jackson	+Brazil	Pex	Ospina Torres (1992: 51)
	+Colombia	M	ZSM
	+Peru	Pex	ZSM
Stempellinella Brundin	+Brazil	Pex	Ospina Torres (1992: 140)
Stictochironomus Kieffer	Brazil	L	Higuti et al. (1993: 69)
Sublettea Roback	+Brazil	Pex	ZSM
	Peru	Pex	Reiss (1984: 5)

Taxa	Recorded Distribution	Life Stages	References
Subfamily Orthocladiinae			
Brillia Kieffer [!C! 33.]	Ecuador	L	Turcotte & Harper (1982b: 143)
Eukiefferiella Thienemann	+Brazil	Pex	Stumpp (1993: 231)
Heterotrissocladius Spärck	Ecuador	?	Turcotte & Harper (1982b: 143)
Krenosmittia Thienemann & Krüger	Ecuador	L	Turcotte & Harper (1982b: 143)
Orthocladius v. d. Wulp	Argentina	I	Wais (1987: 77)
	Costa Rica	A	Watson & Heyn (1992: 259)
Parakiefferiella Thienemann	Venezuela	Pex/L	Roback & Coffman (1983: 33)
Paralimnophyes Brundin	Mexico	?	Alcocer et al. (1993a: 410)
Paratrichocladius Santos Abreu [Jun. syn.: *Syncricotopus* Brundin])	Argentina, Chile, Peru	L/Pex	Brundin (1956b: 212/213/218)
	Costa Rica	L	Watson & Heyn (1992: 259
Psectrocladius Kieffer	Argentina	I	Varela et al. (1983: 112)
	Brasil	L	Strixino & Strixino (1984: 385)
	Ecuador	L	Turcotte & Harper (1982b: 143)
	Peru	P	Roback (1966: 324)
Rheocricotopus Thienemann & Harnisch	Peru	L	Roback & Coffman (1983: 40)
	Puerto Rico	?	Cranston et al. in Wiederholm (1989: 235)
Synorthocladius Thienemann	Costa Rica	L	Watson & Heyn (1992: 259)
Thalassosmittia Strenzke & Remmert	Brazil	A, L	Oliveira (pers. comm.)
Subfamily Prodiamesinae			
Monodiamesa Kieffer	Chile	M, F	Edwards (1931: 268), Brundin (1956a: 65)
Prodiamesa Kieffer	Peru	phM	Roback (1966: 320)
Subfamily Tanypodinae			
Apsectrotanypus Fittkau	+Argentina	A, Pex	ZSM
	Costa Rica	L	Watson & Heyn (1992: 259)
Bethbilbeckia Fittkau & Murray	?	?	Murray & Fittkau in Wiederholm (1989: 47)
Brundiniella Roback	Brazil	L	Trivinho-Strixino & Strixino (1995: 21)
Conchapelopia Fittkau	Peru	Pex	Ashe et al. (1987: 36)
Denopelopia Roback & Rutter	+Panamá	M	ZSM
Macropelopia Thienemann	Brazil	L	Trivinho-Strixino & Strixino (1993: 107)
Meropelopia Roback	Guatemala	Pex	Sublette & Sasa (1994: 6)
Nilotanypus Kieffer	+Bolivia	Pex	ZSM
	+Brazil	Pex	Schneiberg (1985: 115, 119)
	Costa Rica	P	Watson & Heyn (1992: 259)
Psectrotanypus Kieffer	?	?	Ashe et al. (1987: 37)
	?	?	Murray & Fittkau in Wiederholm (1989: 70)
Thienemannimyia Fittkau	Costa Rica	L, P, A/P	Watson & Heyn (1992: 259)
Zavrelimyia Fittkau	Brazil	L	Trivinho-Strixino & Strixino (1995: 43)
	Costa Rica	L	Jiménez & Springer (1994: 176)
	Ecuador	L	Turcotte & Harper (1982a: 414)

2.3 Taxonomic commentary

In the following, discussions of issues with taxa are sequenced in the same order applied to the preceding catalog chapters. Where more than one taxon is being treated, the name given in the first title line is the one determining the entry's position in the sequence.

Each individual discussion is given a running number shown leading off the title line. These numbers are directly referred to at the corresponding sites in the catalogs, using the marker format, e.g., !C! 15.

Subfamily Chironominae

1. *Chironomus antarcticus* Walker

The original distribution records include a locality given only as "Rio Grande" on Tierra del Fuego. If these specimens were taken along the lower course of the river by this name (which originates on the Chilean side of the island), or in the town of Rio Grande, then the species' distribution stretches into Argentina.

2. *Chironomus atripennis* Rempel

Originally described as a "*Chironomus (Calochironomus)*". The subgeneric name is now considered a synonym of *Dicrotendipes* Kieffer (See Ashe 1983: 14). Rempel's figure of the male hypopygium of *C. atripennis*, as well as immature material at ZSM associated by the original collector of Rempel's material, F. Lenz, shows the species is a *Chironomus*.

3. *Chironomus calligraphus* Goeldi

Goeldi's descriptions of eggs, egg strings, and larvae under this name do not represent *C. calligraphus* (compare Fittkau 1965).

The first author and several collaborators are presently preparing a manuscript employing morphological and karyological analysis to show that *C. calligraphus* ranges at least as far north as California and Florida. Published records from Argentina (Escalante 1983b, Masaferro et al. 1991) and from the Virgin Islands (Curry & Curry 1971) are reported from larval material only. In light of the paucity of knowledge on South American *Chironomus*, specific identifications from unassociated larvae must be considered tentative.

4. *Chironomus riparius* Meigen

Recorded from Argentina by Townes (1945: 125), and subsequently from Anegada (Virgin Islands) by Curry & Curry (1971: 312). However, the identity of Townes's concept of *riparius* with that of European authors is not beyond doubt. Compare !C! 9.

5. *Chironomus strenzkei* Fittkau

Multiple nomina nuda were produced by repeated publication of the species name (Syrjämäki 1965, 1967; Platzer 1967 (as "strenskei"); Platzer-Schultz 1968a, 1968b) without any accompanying description or diagnosis (ICZN Article 13). However, since names unavailable as nomina nuda may be made available later (ICZN 1985: 260), no new name is required.

6. *Chironomus wuelkeri* Sublette & Sasa, and
Chironomus wulkeri Philinkova & Belyanina

Philinkova & Belyanina (October 1993: 119) described two new species of *Chironomus* from Russia, one of which they named *C.* "wülkeri". Although their appended English summary (op. cit: 123) contains the variant spellings "wulkery", and "wulkeri", the consistent use throughout the Russian text, as well as a previous announcement of the species descriptions (CHIRONOMUS 5: 8, April 1993), shows that "wülkeri" was the intended spelling.

Because of the use of the German Umlaut ü, Philinkova & Belyanina's original spelling is incorrect (ICZN Article 27), and must be changed to *wulkeri* (ICZN Article 32 d (i)(2)), incidentally one of the variant original spellings (see above).

Since "a one-letter difference between species-group names is sufficient to prevent homonymy" (ICZN Article 57f), the name *Chironomus wuelkeri* Sublette & Sasa is valid and does not need to be replaced. The above interpretations are supported by the two species' first listings in the Zoological Record (1995; Vol. 131/13C: 307).

7. *Chironomus xanthus* Rempel,
Chironomus domizii Paggi, and
Chironomus sancticaroli Strixino & Strixino

In 1939, J.G. Rempel described several new species from adults reared by F. Lenz in northeastern Brazil. Unfortunately, the fate of the type specimens for these taxa is unknown. Searches at all institutions, with which Rempel is known to have been associated, have not produced any of this material. However, Lenz's original collections, from which Rempel's specimens had been derived, have been preserved at ZSM. In these samples, the present second author was able to find several adult males, pharate pupae, and associated larvae without any doubt belonging to *Chironomus xanthus* Rempel.

This material had not been available, when Paggi (1977b) and Strixino & Strixino (1981) described *Chironomus domizii* and *C. sancticaroli*, respectively. Detailed comparisons by the present first author – based on the extensive descriptions of both latter species, as well as on adult males and larvae of *sancticaroli* at ZSM (from the type locality; leg. and det. Strixino & Strixino) – have yielded not a single character separating the 3 described morphologies.

Consequently, *C. domizii* and *C. sancticaroli* are here placed into junior synonymy with *Chironomus xanthus* Rempel.

The species is now known from 5 different localities from northeastern Brazil to northeast Argentina, as well as from the Pantanal region (Mato Grosso, Brazil).

8. *Chironomus attenuatus* Walker, and
Chironomus decorus Johannsen

The name *Chironomus attenuatus* Walker (1848: 20), sometimes treated as a senior synonym of *C. decorus*, is considered a nomen dubium (Oliver, Dillon & Cranston 1990: 43). The holotype adult female belongs with a complex of probably numerous (Martin 1979) closely related species of widespread distribution at least in the Nearctic region, for which *C. decorus* Johannsen (1905: 239) is at present the only workable name. Consequently, the identifications by Bay (1964; from Nicaragua) and by Curry & Curry (1971; Virgin Islands) must be considered highly unreliable.

9. *Chironomus dorsalis* auctores, and
Chironomus viridicollis v. d. Wulp

Meigen's *dorsalis*, listed as a nomen dubium in *Einfeldia* by Ashe & Cranston (1990: 278), can be placed in the subgenus *Chironomus (Lobochironomus)*: see Cranston et al. (in Wiederholm 1989: 376). For the (?several) species of *Chironomus* sensu stricto erroneously identified with the name *dorsalis* by a number of authors, no valid name has yet been established (compare Ashe & Cranston 1990: 260). The latter authors give *Chironomus viridicollis* v. d. Wulp as a questionable synonym of *C. dorsalis* auctores.

Both *C. viridicollis* sensu Malloch (1915) and *C. dorsalis* auctores are treated as junior synonyms of *C. riparius* Meigen (also see !C! 4.) by Townes (1945: 124).

Pearse (1936: 151) records *viridicollis*, determined after Malloch (1915), from Mexico. Edwards's (1933b: 86) record from Argentina, sub "*Chironomus* (s.str.) *dorsalis* Mg., var.? (?*petiolatus* Kieff.)", does not allow taxonomic placement.

10. *Chironomus petiolatus* Kieffer

The type material of this species – including Kieffer's Chilean "var. *scutellaris*" (described as differing in size and coloration) – is considered lost in a fire at the Hungarian National Museum, Budapest. There may be material from Argentina and Chile labelled "*petiolatus* Kieffer" by Edwards (1931: 312) at The Natural History Museum (London). Also see the latter reference for a lengthy list of suggested (unproven) synonyms.

11. Genus *Cladotanytarsus* Kieffer, and
Cladotanytarsus viridiventris (Malloch)

Owing to the presence of at least one very similar, undescribed species in the U.S. Southwest, several published identifications of *C. viridiventris* are probably in error (J. E. Sublette, pers. comm.) Consequently, the listing of this species from Mexico by Alcocer et al. (1993a: 410) – based on unspecified immature material – may be considered doubtful. There are adults of several undescribed Mexican species of *Cladotanytarsus* at ZSM. Also see chapter 2.2!

12. *Cryptochironomus fulvus* (Johannsen)

The record from Nicaragua (by Bay 1964: 4) is doubtful, since the *Cryptochironomus fulvus*-group contains several species at present practically impossible to separate in the adult stage.

13. Genus *Cryptotendipes* Beck & Beck

According to the retroactive regulations of the ICZN, Lenz (1941) produced a nomen nudum by not designating a type species. Beck & Beck (1969) fulfilled all the ICZN's requirements for establishing the genus name, since they designated an eligible type species, and defined the morphology not only by indication (i.e. reference to Lenz), but also by including their own generic diagnoses for adults, larvae, and pupae. Therefore, according to ICZN Article 50a, the genus *Cryptotendipes* has been valid since – and must be credited to – Beck & Beck, 1969.

14. *Cryptotendipes daktylos* (Walley in Curran), comb. nov.

New combination based on original description of male hypopygium, as well as examination of type material by J. E. Sublette (pers. comm. April 1996).

15. *Dicrotendipes crypticus* Epler, and
Dicrotendipes embalsensis Paggi

Epler (1988b: 61) tentatively records *D. crypticus* from Paraguay, and suggests possible synonymy with *D. embalsensis* Paggi (both species established in 1987; priority unsolved!). Near-border records from the southwestern U. S. A. suggest that *crypticus* Epler ranges into the Neotropics at least in northern Mexico.

16. Genus *Endochironomus* Kieffer,
Endochironomus subtendens (Townes), and
Glyptotendipes viridis (Macquart)

Pearse (1936: 151) records "*Chironomus ?viridis* Macquart" from Mexico, most probably using Malloch's (1915) keys and description for his identifications (see !C! 9.). Townes (1945: 65) calls determinations of *viridis* sensu Malloch misidentifications, and subsumes such material under his new species, *subtendens*.

"*Endochironomus* sp." are also reported from Brazil (by Callisto et al. 1996: 52; 1 L determined using Wiederholm 1983), and from Ecuador (by Turcotte & Harper 1982b: 144). However, as stated by Cranston et al. (in Wiederholm 1989: 378), all records of *Endochironomus* "from outside of the Nearctic region ... must be reexamined in the light of Grodhaus (1987)".

17. Genus *Nilodorum* Kieffer, and
Nilodorum heterochirus Kieffer

Although the fate of Kieffer's type material of *N. heterochirus* is unknown, the species and its genus are considered recognizably described and valid. Edwards (1931: 320) regarded *heterochirus* as a junior synonym of *Chironomus brasiliensis* Wiedemann (see !C! 25.), but without a study of type material of either species that opinion is less than convincing. The old world species of *Nilodorum* auctores, nec Kieffer, have been transferred to *Kiefferulus* Goetghebuer by Cranston et al. (1990).

18. *Parachironomus supparilis* (Edwards)

Considered a "superspecies" with four discernible components by Spies et al. (1994: 81). Its distribution extends from Tierra del Fuego to the southeastern Nearctic (Epler 1995: 7.80).

19. *Tanytarsus oligotrichus* Rempel

Rempel (1939: 214) considered this species to belong into the "Subgenus *Cladotanytarsus*", but did not elaborate on his reasons. His figure of the male hypopygium shows a short median volsella without indication of branched setae. The types of *T. oligotrichus* so far have not been located. On the other hand, immature material at ZSM associated with this name by F. Lenz, the original collector of Rempel's adult specimens, falls within the present limits of *Tanytarsus*.

20. *Chironomus fulviventris* Johannsen

Since Johannsen (1938: 221), this species has usually been listed in *Pseudochironomus* (e.g. Oliver et al. 1990: 55). However, the illustrations given by Johannsen (1905) support Townes's (1945: 16) contention that Johannsen's "original series was mixed". The figured larval mentum and pecten epipharyngis, as well as the male hypopygium, point to the genus *Stictochironomus*, whereas other features (e.g. the larval antenna) are consistent with *Pseudochironomus*. No holotype or lectotype have been designated. The type series needs to be reevaluated for clarification.

21. *Chironomus lugens* Kieffer

Transferred to *Tribelos* Townes by Sublette (1967: 552), upon examination of a male newly designated as a lectotype. Grodhaus (1987: 243) considered *lugens* to belong into his new genus *Endotribelos*. A re-examination of the type material is needed to verify Grodhaus's opinion.

22. *Chironomus spilopterus* Williston

An unpublished 1996 list of type material at The Natural History Museum (London) contains 4 "syntype" specimens sub *Polypedilum*. Townes (1945: 41) reports seeing a possible "cotype" female from the Cornell University collections, which "is apparently a specimen of" *Polypedilum pardus* Townes, but "does not agree well with Willistons figure of the wing pattern of *C. spilopterus*". A revision of the complete type series (8 specimens) is required.

23. *Chironomus (Stenochironomus) ancudensis* Edwards

Borkent (1984: 131f.) explicitly excludes *ancudensis* from *Stenochironomus* Kieffer, due to its separate (instead of fused) hind tibial spurs.

24. *Parachironomus robustus* Paggi

Refer to Spies et al. (1994: 92) for reasons to consider *P. robustus* as outside of the limits of *Parachironomus* Lenz.

25. *Chironomus brasiliensis* Wiedemann, and
Chironomus brevivalva Kieffer

Edwards (1931: 320) considered both *C. brevivalva* Kieffer and *Nilodorum heterochirus* Kieffer (see !C! 17.) to be junior synonyms of *C. brasiliensis*, and placed the latter under "*Chironomus (Nilodorum)*". These opinions were not based on examinations of any type material, and are not followed here.

The present junior author has examined the only specimens of *C. brasiliensis* (1 adult male, 1 female) still available in the Wiedemann collection at the Museum of Natural History, Berlin. Information on the attached labels (La Plata territory; leg. Beschke) leaves identity of this material with Wiedemann's types in doubt. Furthermore, on both of these specimens the abdomen has been lost. Through the courtesy of S. J. de Oliveira, the form redescribed as *C. brasiliensis* from Brazil (Oliveira 1955: 453) has been evaluated as belonging into *Axarus* Roback.

A detailed comparative study is required to determine the taxonomic position of any material recorded under the above names.

26. *Chironomus despectus* Kieffer

In 1921 (p. 186), Kieffer described a "var." of *C. despectus* – also from Paraguay – differing from the latter in several characters. Both series are believed lost in a fire at the Hungarian National Museum, Budapest.

27. *Chironomus dorneri* Malloch

Transferred to *Xenochironomus* by Townes (1945: 95), inspite of the author's admission (op. cit.: 96) that he could "not be sure that the male and female" he examined "are the same species or that either of them are Malloch's *dorneri*". Beck & Beck (1958, after Sublette 1966) state that "Malloch's description of *dorneri*, based on a female, would actually fit several species". The abdomen of the holotype was mostly missing even at the time of the original description (Malloch 1915: 471).

Despite the above, *dorneri* Malloch has been considered a member of *Axarus* since Roback (1963: 236) and Sublette (1966: 25). The latter author's suggestion of (senior) synonymy with *A. ochros* (Walley in Curran) is unconvincing in the light of several discrepancies between the species' descriptions.

28. *Chironomus fumeus* Walley in Curran, and
Genus Psilochironomus Sublette

Sublette (1966: 19), upon examining the holotype of *Chironomus fumeus*, erected the monotypic genus *Psilochironomus*, stating that the latter "may be distinguished... by the genitalia lacking superior and inferior appendages". However, on page 20 (op. cit.), the hypopygium is said to be missing from the holotype specimen. The only remaining evidence consists of a simple drawing given with the original description, insufficient to ascertain the volsellar configuration. Consequently, both taxa in question here are considered nomina dubia.

29. *Chironomus octopunctatus* Loew

North American records under this name following Malloch (1915: 427) are based on misdeterminations (Townes 1945: 39).

30. *Chironomus willistoni* Johannsen, and
Xestochironomus furcatus (Johannsen)

Williston (1896: 275) briefly described the male of a "*Chironomus*, n.sp." from St. Vincent. Johannsen (1905: 235) repeated the text of the original description, and named the species *C. willistoni*. Later, Johannsen (1942: 70) states that this action had been taken "rashly", "without having examined a specimen". Then he reports finding 2 adult female specimens from St. Vincent "bearing a label with the manuscript name "Chironomus delicatulus" in Dr. Williston's handwriting". Johannsen assumed that Williston was not aware of the latter name being preoccupied by Philippi (1865), and that the female specimens are conspecific with the male now named *C. willistoni*.

Sublette (1967: 548) deems Johannsen's actions "highly questionable", since that author's "cotypes" had been only "subjectively associated" with a "very brief literature description". Nevertheless, Sublette (op. cit.) proceeds to designate one of Johannsen's female specimens the lectotype of *C. willistoni*, then relegates the latter ("an otherwise uncertain name") to junior (!) synonymy with *Xestochironomus furcatus* (Johannsen).

Neither Sublette & Wirth (1972), nor Borkent (1984) mention the above synonymy, or comment on *C. willistoni* at all. The male type specimen of Williston's is apparently lost. Sublette's (1967) act of synonymization ignored the principle of priority, and in the light of his own initial judgement on Johannsen's adult female specimens is not accepted here. Consequently, the taxonomic position and type status of the latter material is also seriously in doubt.

31. *Chironomus quadripunctatus* Kieffer (invalid name)

No replacement name is here proposed, because Kieffer's taxon – if validly named – would have to be listed as a nomen dubium.

Subfamily Diamesinae

32. *Chironomus eburneocinctus* Philippi, 1865: 599,
Chironomus lacteocinctus Philippi, 1865: 600,
Genus *Heptagyia* Philippi, and
Heptagyia annulipes Philippi, 1865: 635

Brundin (1966: 396) placed *C. lacteocinctus* in junior synonymy with *H. annulipes*, based on comparisons of specimens from his own collections with an adult male believed to have been determined as *C. lacteocinctus* by Philippi. The latter specimen, however, apparently has not been considered part of the type series of *C. lacteocinctus*, since Brundin (op.cit.) ignored it when proceeding to designate a neotype (!) for this species, and there is no listing for *C. lacteocinctus* in Camousseight's (1980) catalog of type specimens at the Chilean National Museum.

Brundin's (1966: 396) descriptions do not agree with Philippi's in all relevant details (e.g., the blackening of the crossvein RM in the wing), and his associations of the respective adult sexes may be considered no more than circumstantial. In synonymizing *C. lacteocinctus* with *H. annulipes* one also has to presuppose that Philippi, inspite of the generally fine details of his wing figures, in this case mistook a Diamesinae wing for that of a Chironominae (Philippi placed *Heptagyia* in "Tipulariae gallicolae", but *Chironomus* in "T. culiciformes"). Finally, Brundin omitted discussion of *C. eburneocinctus*, a species at least as likely as *H. annulipes* to be the female match to *C. lacteocinctus*.

Following Brundin (1956a: 18), and Camousseight (1980), the types of all 3 species considered here must be regarded as lost, and a rigorous solution of the problem is therefore impossible. Consequently, since rejection of Brundin's arguments and actions would place common usage of the entire tribe Heptagyiini into doubt, the respective positions of the above taxa in this catalog have been chosen favoring taxonomic stability over any other consideration.

Subfamily Orthocladiinae

33. Genus *Brillia* Kieffer

The original type species, *Metriocnemus bifidus* Kieffer, is a junior synonym of *Chironomus modestus* Meigen, 1830. The latter name, however, falls as a junior primary homonym to *C. modestus* Say, 1823: 13. Therefore, *B. bifida* (Kieffer) – as the oldest available synonym of *C. modestus* Meigen nec Say –becomes the valid name for the type species of *Brillia* Kieffer.

34. *Clunio brasiliensis* Oliveira

S. J. de Oliveira (pers. comm.) considers Roback's (1971) Puerto Rican specimens to be of a different species.

35. *Limnophyes minimus* (Meigen)

Single Neotropical record (Juan Fernandez Islands) by Wirth (1952: 100), from adult females determined as *L. pusillus* Eaton. Reexamination required (Sæther 1990: 66).

36. *Paraphaenocladius exagitans longipes* Sæther & Wang

All Neotropical material seen by Sæther & Wang (1995) for their generic revision has been placed in *P. exag. longipes*. The Guatemalan record (by Sublette & Sasa 1994: 26) is called "likely to" belong to the same taxon. Also compare Roback & Coffman's (1983: 38) *Paraphaenocladius* sp. (L. Bolivia).

37. Genus *Pseudosmittia* Edwards

Originally described by Goetghebuer (1932: 126), but without fixation of a type species, therefore a nomen nudum according to the retroactive ICZN Article 13b. On the other hand, Edwards (1932) met the requirements of the Code, describing the genus by inference (ICZN Article 13a(ii)), and designating an eligible type species. Consequently, following ICZN Article 50a, *Pseudosmittia* must be credited to Edwards (1932).

38. *Symbiocladius wygodzinskyi* Roback

Roback's type series has been found to contain a second species, descriptions of which (by the present first author) are in press.

39. *Metriocnemus ancudensis* Edwards, and
Metriocnemus longicostalis Edwards

An unpublished list of chironomid type material at The Natural History Museum (London), dated March 1996, registers these species under *Gymnometriocnemus*.

40. *Metriocnemus griseovittatus* Edwards

Sæther (1995: 38) considers this the only one of Edwards's (1931) species "likely to belong to" *Metriocnemus*, but did not examine the types.

41. *Spaniotoma (Orthocladius) barilochensis* Edwards

An unpublished list of chironomid type material at The Natural History Museum (London), dated March 1996, contains this species under *Austrocladius*. However, it was not among the Edwards species transferred to that genus by Freeman (1961).

42. *Parochlus araucanus* Brundin, and
Parochlus kiefferi (Garrett)

According to Brundin (1966: 140), the records of *Parochlus kiefferi* (Garrett) from the Chilean Juan Fernandez Islands (by Wirth 1952: 94; sub *Podonomus*), and from Argentina and Chile (by Edwards 1931: 256; as *Podonomus peregrinus*), are based on misidentifications. Brundin subsumes all of these samples under his new *Parochlus araucanus*.

43. *Parochlus steinenii* (Gercke)

Brundin (1966: 159ff.) erected the subspecies *P. steinenii steinenii* and *P. steinenii brevipennis*, based on his own material from southern Chile and Argentina, and central Chile, respectively. However, in a letter to the junior author (dated 7/XII/1983) Brundin states that the above action had been taken without comparison of either Gercke's original material or description, and he concludes – upon reexamination – that his identification of *P. steinenii* had been in error.

Unfortunately, this information was never explicitly published. Thus, although Cranston & Martin (in Evenhuis 1989: 800) correctly give the species' distribution as limited to the Antarctic region, *steinenii* is still being quoted as present in South America (e.g., Convey & Block 1996: 4).

Brundin's South American specimens require revision to determine their proper taxonomic position.

44. Genus *Podonomus* Philippi,
Podonomus stigmaticus Philippi, and
Podonomus uschuaiensis (Enderlein)

Philippi's single adult female specimen of *P. stigmaticus*, which became the nominotypical basis for its genus and later for the entire subfamily, must be considered lost (Brundin 1966: 185). Just as in the orthocladiine genus *Spaniotoma* Philippi, this lack of type material in combination with an insufficient original description should, by all means, have precluded the application of Philippi's names for "modern" taxonomic concepts (the same applies to the genera *Heptagyia*, and *Pentaneura*; see there). Unfortunately, beginning with Edwards (1929), the opposite has been the case. Refer to Ashe (1983: 43) for a discussion of some of the confusion in the case of *Podonomus*.

The latter author considers the diagonal, anterior wing "stigma" described by Philippi for *P. stigmaticus* a character diagnostic enough even in the absence of type material. In our opinion, this "stigma" is probably nothing more than the "thickened distal portion of R_1 and adjoining part of the costa" (Brundin 1966: 76) commonly found on wings of female Podonominae. For example, compare fig. 41b in Edwards (1931), incidentally given for *Podonomus simplex* (now in *Podochlus* !), the species Edwards considered the closest to *P. stigmaticus* of all the species known to him at the time (op. cit.: 264).

Ochlus Enderlein, synonymized with *Podonomus* by Edwards (1931: 252) without examining type material for either genus, would be available to represent the modern concept, since the holotype female of *Ochlus uschuaiensis* Enderlein has been preserved (Brundin 1966: 225).

However, relegating *P. stigmaticus* to a nomen dubium – as did Brundin (1966: 185), but without the proper consequences (Ashe 1983: 43) – would require revision of taxonomy and terminology of the entire subfamily Podonominae. In the interest of taxonomic stability, *Podonomus*, and *P. stigmaticus* have been retained in this catalog.

Subfamily Prodiamesinae

45. *Monodiamesa bathyphila* (Kieffer, 1918: 102), and
Prodiamesa rufovittata Goetghebuer

Recorded from Chile as "*Prodiamesa bathyphila*, Kieff. (?)" by Edwards (1931: 268). Later considered (by Edwards in Pagast 1947: 584) as "probably identical with *P. rufovittata*". Found again by Brundin, who called the Chilean specimens "without doubt an independent species" (1956a: 65) in *Monodiamesa*.

46. *Ablabesmyia bianulata* [sic!] Paggi

The original publication was printed with the article header on page 329 giving the date as "1987 (1985)". However, on the inside back cover of the journal issue containing this paper, there is a note fixing the printing date as "April 1988".

47. *Ablabesmyia monilis* (Linnaeus)

The only plausible Neotropical record (Solabarrieta & Weibezahn 1980: 247, 258) is reportedly based on determinations of larvae by Sæther. However, the above authors alternatively list the same taxon as "cf. *monilis* (L.)" (op. cit.: 257). Also see !C! 55.

48. *Ablabesmyia punctulata* (Philippi)

Edwards (1931: 248) subsumes *Tanypus pubicornis* (Fabricius) sensu Lynch Arribálzaga (1893: 232) – but not sensu Fabricius! – under *A. punctulata*. However, the leg coloration of *punctulata* as given by Philippi and Edwards differs markedly from the descriptions for *pubicornis* (also see !C! 54.).

49. *Coelotanypus neotropicus* (Kieffer)

Edwards (1931: 317) transfers the species – originally described from an adult female – to *Coelotanypus*, based on an adult male he collected in Argentina. Kieffer's description may be interpreted as representing a species of *Coelotanypus*, but his type material is deemed destroyed in a fire at the Hungarian National Museum, Budapest. Especially in light of the often pronounced sexual dimorphism in adults of *Coelotanypus*, Edwards's determination is here considered doubtful. The latter author also incorrectly called his male specimen the holotype (1931: 317).

Roback (1965a: 40) calls his own earlier record of *C. neotropicus* (Kieffer) from Panamá (Roback 1962: 1) a misdetermination of *C. scapularis* (Loew). Hogue (1975), and Zaret (1984) quote Roback's erroneous record.

50. Genus *Pentaneura* Philippi,
Pentaneura cinerea (Philippi), and
Pentaneura grisea Philippi

For all these taxa, as with the genera *Heptagyia*, *Podonomus* (see there), and *Spaniotoma*, Edwards's belief that specimens he was studying represented Philippi's concepts was based not on examinations of type material, but solely on similarities selectively derived from the literature. In the case of *Pentaneura*, Edwards (1931: 248) dismisses such features as a highly aberrant wing venation, and palps about half as long as the antennae, and ignores Philippi's statement that the tibial apices are unarmed. Edwards's subsequent synonymization of *P. grisea* with what he perceived to be Philippi's *Chironomus cinereus* is based on little more than possibly identical type localities (Edwards 1931: 251).

Fittkau (1962: 366), when redefining the modern understanding of *Pentaneura*, acknowledged the above problems, but decided to maintain Edwards's synonymy and nomenclature. However, Fittkau's (op. cit.) recognition of a "lectotype of *Pentaneura cinerea*" from Edwards's material is invalid. If, in the interest of taxonomic stability, current usage of the names Pentaneurini, *Pentaneura*, and *P. cinerea* is to be upheld, a neotype should be designated upon revision of Edwards's specimens in the latter name.

51. *Tanypus lenzi*, nom. nov.

Lenz's publication contains information on his sampling locality, but no mention of individual (type) specimens. However, among the material from the Lenz collections preserved at ZSM, the junior author has discovered the specimens the descriptions of *Pelopia marginata* Lenz were based on. The labels contain the proper species and locality information in Lenz's handwriting, and morphological details of the slide-mounted parts clearly match the figures given in the original paper.

In accordance with ICZN (1985) Recommendation 72B, this external evidence is considered sufficient to regard this material as the undeclared type series of *Pelopia marginata* Lenz. Consequently, to establish an unmistakeable taxonomic basis for *Tanypus lenzi*, the following designations are made.

Lectotype: Prepupal larva; Brazil, "Parahyba" (=Paraíba), Campina Grande, Açude Doublo; 28/II/1934; leg. F. Lenz. Paralectotypes: 2 Pex, 1 L, 1 partial L, 6 L heads; otherwise as above. All at ZSM.

52. *Tanypus punctipennis* Meigen, and
Chironomus pictipennis Philippi

There are several Neotropical records of *T. punctipennis*, published by different authors, but they are either from larvae only, or carry a "var." or "?" behind the species name.

C. pictipennis was synonymized with *T. punctipennis* by Edwards (1931: 239). Since Philippi's type material was not studied for that action, and the original description is very brief, the synonymy may be regarded as questionable. Moreover, with Philippi's collections considered almost completely lost, *C. pictipennis* is a nomen dubium.

53. Genus *Anatopynia* Johannsen (sensu Edwards)

Edwards (1931: 239) considered *Macropelopia* and *Psectrotanypus* to be synonyms of *Anatopynia*. As a result, many South American forms described in the latter genus can not be placed without reexamination. Compare Fittkau (1962: 114) for a listing of species possibly belonging into *Macropelopia*.

54. *Tanypus pubicornis* (Fabricius)

Wiedemann (1820: 37) repeats the original description (sub *Chironomus*), then transfers the species to *Tanypus* three pages later (op. cit.: 40, compare Wiedemann 1828: 18). This was apparently based on an examination of type material, of which 1 specimen is still available in the Royal Museum at Copenhagen (Zimsen 1964: 452). Lynch Arribálzaga's record from Argentina (1893: 232) may be a misidentification, since the adult abdominal markings he describes were not mentioned by the older authors. Also see !C! 48., and !C! 56.

55. *Tanypus elongatus* Kieffer, and
Tanypus transversalis Kieffer

Each described as a "var." of *Ablabesmyia monilis* (L.). However, Kieffer's descriptions of the adult male hypopygia rule out specific identity with *A. monilis* in both cases.

56. *Tanypus fraterculus* Lynch Arribálzaga

Lynch A. calls this species very similar to *Tanypus pubicornis* (Fabricius) – see !C! 54. – and to *Ablabesmyia annulata* (Say).

57. *Tanypus griseipennis* Kieffer (invalid name)

No replacement name is here proposed, because Kieffer's taxon – if validly named – would have to be listed as a nomen dubium.

Subfamily Telmatogetoninae

58. *Thalassomya frauenfeldi* Schiner

Record based on 2 independent collections of adult females from Montevideo (Edwards 1926, 1931). However, the "status of... Atlantic populations of *T. frauenfeldi* Schiner needs reexamination" (Cranston in Wiederholm 1989: 19).

59. *Thalassomya pilipes* Edwards

Distribution based on Wirth (1969). Not listed in the Nearctic catalog (Oliver et al. 1990). Australasian catalog (Cranston & Martin 1989) does not recognize American records.

Subfamily status unknown

60. *Chironomus articuliferus* Blanchard,
Chironomus maculosipennis Kieffer,
Chironomus obscurellus Blanchard,
Chironomus pallidulus Blanchard, and
Chironomus tessellatus Blanchard

Type material reportedly available at the French National Museum of Natural History, Paris (L. Matile, pers. comm.).

61. *Chironomus carbo* Philippi

Holotype reportedly available at the Chilean National Museum, Santiago (Camousseight 1980: 25). The synonymies with *Metriocnemus fuscipes* (Meigen) and/or *M. picipes* (Meigen) suggested by various authors (Lynch Arribálzaga 1893: 257, Kieffer 1906b: 31, Brèthes 1907: 281) were derived only from perceived agreement in described size and coloration, and are not accepted here.

62. *Chironomus maculatus* Fabricius

Two type specimens are reportedly available at the Royal Museum, Copenhagen (Zimsen 1964: 451).

63. *Burmeisteria photophila* Weyenbergh, and
Genus *Burmeisteria* Weyenbergh (invalid name)

The genus was considered a junior synonym of *Chironomus* by Lynch Arribálzaga (1893: 242), but the original description contains sufficient features to the contrary (also compare Ashe 1983: 13). However, in the absence of Weyenbergh's type material, *B. photophila* has to be regarded as a nomen dubium. *Burmeisteria* Weyenbergh is a junior primary homonym (see section 2.1 under "Invalid names in Chironomidae").

64. *Chironomus atomarius* Lynch Arribálzaga,
Chironomus debilis Lynch Arribálzaga, and
Chironomus obscuripennis Lynch Arribálzaga (invalid names)

No replacement names are here proposed, because Lynch A.'s taxa – if they were validly named – would have to be listed as nomina dubia.

3 Bibliography

The following list gives all titles verified by the authors as containing information on Caribbean, Central, and South American Chironomidae, as well as the other references cited in this publication.

Only those entries followed by the code "NT+" contain first-hand data on the fauna treated here. Citations for originally extralimital genus (not species!) descriptions without any Neotropical contents have not been included below. Such titles are generally available from Ashe (1983).

From those works covering Chironomidae at family level only, the authors have extracted a more or less personal selection. On the other hand, with papers reporting genus- and species-group level data, no subjective criteria such as reliability of the taxonomic information contained were imposed for inclusion.

Apart from those papers directly quoted in this volume, any large series of publications on a common project is represented only by individual citations serving as sources to the remaining bibliography (e.g. Marchese & Ezcurra de Drago 1992, Wiederholm 1983-1989).

Individual authors' names consisting of more than one word are carried beginning with the first capital letter of the first clearly recognizable surname (e.g. "De la Rosa", but "Oliveira, de", and "Ospina Torres, R.", not "Torres, R. O.").

Same-year titles by any particular (combination of) author(s) are listed in chronological order, with lower case letter suffixes following the year number. For titles whose actual appearance dates deviate from the ones published in the papers themselves, or from those commonly cited, each correct date is given first, followed, in parentheses, by the erroneous date(s) flanked by quotation marks (e.g. Bidawid & Fittkau 1996 ("1995"). Information relevant to the above issues was derived from:

- direct evidence (e.g. actual printing dates published on journal covers or editorial pages)
- exact dates from the bibliography in Ashe (1983)
- the listing order in Fittkau, Reiss & Hoffrichter (1976), or Hoffrichter & Reiss (1981).

Abbreviations of journal titles – wherever possible – follow the 1992 edition of "Zoological Record Serial Sources". Information on subseries within journals, and on issue numbers (in parentheses following the volume number) is given as available, but could not be extensively researched to ensure completeness.

Unless specifically mentioned, theses are considered unpublished works in the sense of the ICZN.

Alcocer, J., Lugo, A., Estrada, S., Ubeda, M. & E. Escobar 1993a. La macrofauna bentónica de los axalapascos mexicanos. – Actas Congreso Español de Limnología (Granada) **6**: 409-415. NT+

– – 1993b. Littoral chironomids of a Mexican Plateau athalassohaline lake. – Int. Ver. Theor. Angew. Limnol. Verh. **25**: 444-447. NT+

Alcocer-Durand, J. & E. G. Escobar-Briones 1992. The aquatic biota of the now extinct lacustrine complex of the Mexico Basin. – Freshwater Forum **2** (3): 171-183. NT+

Andersen, T. & O. A. Sæther 1994. *Usambaromyia nigrala* gen. n., sp. n., and Usambaromyiinae, a new subfamily among the Chironomidae. – Aquat. Insects **16** (1): 21-29

– – 1995. The first record of *Buchonomyia* Fittkau and the subfamily Buchonomyiinae from the New World (Diptera, Chironomidae). Pp. 363-367 in: Cranston, P. S. (ed.), Chironomids: From genes to ecosystems – CSIRO, East Melbourne, VI + 482 pp. NT+

– – 1996. New species and records of *Beardius* Reiss et Sublette (Diptera: Chironomidae). – Ann. Limnol. **32** (1): 33-44. NT+

Añon Suarez, D. A. 1991a. Estructura poblacional de *Ablabesmya* [sic!] *punctulata* (Diptera: Chironomidae) en el bentos del lago Escondido. – Biol. Acuática **15** (2): 232-233. NT+

– – 1991b. Distribución del bentos del lago Escondido (Rio Negro, Argentina) con especial énfasis en los quironómidos (Diptera, Chironomidae). – Stud. Neotrop. Fauna Environ. **26** (3): 149-157. NT+

Armitage, P. D., Cranston, P. S. & L. C. V. Pinder (eds.) 1995. The Chironomidae. Biology and ecology of non-biting midges. – Chapman & Hall, London, XII + 572 pp. NT+

Ashe, P. 1983. A catalogue of Chironomid genera and subgenera of the world including synonyms (Diptera: Chironomidae). – Entomol. Scand. Suppl. **17**: 1-68. NT+

– – & P. S. Cranston 1990. Family Chironomidae. Pp. 113-355 in: Soós, Á. & L. Papp (eds.), Catalogue of Palaearctic Diptera, Vol. 2. Psychodidae – Chironomidae. – Akadémiai Kiadó, Budapest, 499 pp. NT+

– – , Murray, D. A. & F. Reiss 1987. The zoogeographical distribution of Chironomidae (Insecta: Diptera). – Ann. Limnol. **23**: 27-60. NT+

Bay, E. C. 1964. An analysis of the "sayule" (Diptera: Chironomidae) nuisance at San Carlos, Nicaragua, and recommendations for its alleviation. – WHO EBL series 20, WHO Vector Control 86, 18 pp. (mimeogr.). NT+

– – , Dominguez, F. & N. Escobar 1966. A second survey of the chironomid midge problem at San Carlos, Nicaragua. – WHO EBL series 66.77, 9 pp. (mimeogr.). NT+

Bechara, J. A. & N. L. Andreani 1989. El macrobentos de una laguna cubierta por *Eichhornia crassipes* en el valle de inundación del río Paraná (Argentina). – Trop. Ecol. **30** (1): 142-155. NT+

– – & M. E. Varela 1990. La fauna bentónica de lagunas y cursos de agua del sistema Iberá (Corrientes, Argentina). – Ecosur **16** (27): 45-60. NT+

Beck, E. C. 1962. Five new Chironomidae (Diptera) from Florida. – Fla. Entomol. **45**: 89-92

– – & W. M. Beck 1969. Chironomidae (Diptera) of Florida: III. The *Harnischia* complex (Chironominae). – Bull. Fla. State Mus. **13** (5): 277-311

Beck, W. M. & E. C. Beck 1958. A new species of *Xenochironomus* from Florida (Diptera: Chironomidae). – Fla. Entomol. **45**: 27-28

– – 1966. Chironomidae (Diptera) of Florida: 1. Pentaneurini (Tanypodinae). – Bull. Fla. State Mus., Biol. Ser. **10** (8): 305-379

Berg, C. 1881. Entomologisches aus dem Indianergebiet der Pampa. – Stettiner Entomol. Zeitg. **42** (1-3): 36-72. NT+

Bidawid, N. 1985. Zur Kenntnis der neotropischen Arten der Gattung *Polypedilum* Kieffer (Chironomidae: Diptera). Systematik, Ökologie und Verbreitung. – Doct. diss., Univ. München, Germany, 281 pp. NT+

– – & E. J. Fittkau 1996 ("1995"). Zur Kenntnis der neotropischen Arten der Gattung *Polypedilum* Kieffer, 1912. Teil I. (Diptera, Chironomidae). – Entomofauna **16** (27): 465-536. NT+

Bidawid-Kafka, N. 1996. Zur Kenntnis der neotropischen Arten der Gattung *Polypedilum* Kieffer, 1912. Teil II. (Diptera, Chironomidae). – Entomofauna **17** (11): 165-240. NT+

Bigot, J. M. F. 1891. Diptères. – Mission Scientifique du Cap Horn. Zoologie 6 (Part 2: Section 5): 45 pp. + 4 plates + 1 p. errata. NT+

Blanchard, E. 1852. Orden IX. Dípteros. Pp. 327-468 in: Gay, C. (ed.), Historía física y política de Chile. – Zoología (Paris & Santiago de Chile) **7**: 1-471. NT+

Bonetto, A. A., Varela, M. E. & J. A. Bechara 1986. El bentos del Paraná medio en el tramo Corrientes-Esquina. – Ecosur **12/13** (23/24): 37-57. NT+

– – & I. R. Wais 1995. Southern South American streams and rivers. Pp. 257-293 in: Cushing, C. E., Cummins, K. W. & G. W. Minshall (eds.), River and stream ecosystems, Ecosystems of the World, Vol. **22**. – Elsevier, Amsterdam etc., XII + 817 pp. NT+

Borkent, A. 1984. The systematics and phylogeny of the *Stenochironomus* complex (*Xestochironomus*, *Harrisius*, and *Stenochironomus*) (Diptera: Chironomidae). – Mem. Entomol. Soc. Can. **128**: 1-269. NT+

Brèthes, J. 1907. Catálogo de los Dípteros de las Repúblicas del Plata. – An. Mus. Nac. (B. Aires) **16** (Ser. 3a, Vol. 9): 277-305. NT+

– – 1909. Dípteros e Himenópteros de Mendoza. – An. Mus. Nac. (B. Aires) **19** (Ser. 3a, Vol. 12): 85-105. NT+

– – 1912. Description d'un nouveau Chironomidae du Chili. – Bol. Mus. Nac. Chile **4**: 219-220. NT+

– – 1913. Description d'un nouveau Chironomidae du Chili. – Rev. Chil. Hist. Nat. **17**: 19-20. NT+

Bretschko, G. 1981. *Pontomyia* Edwards (Diptera: Chironomidae), a member of the coral reef community at Carry Bow Cay, Belize. – Smithson. Contrib. Mar. Sci. **12**: 381-385. NT+

Brezonik, P. L. & J. L. Fox 1974. The limnology of selected Guatemalan lakes. – Hydrobiologia **45**: 467-487. NT+

Brundin, L. 1956a. Zur Systematik der Orthocladiinae (Dipt. Chironomidae). – Rep. Inst. Freshwater Res. Drottningholm **37**: 5-185. NT+

– – 1956b. Die bodenfaunistischen Seentypen und ihre Anwendbarkeit auf die Südhalbkugel. Zugleich eine Theorie der produktionsbiologischen Bedeutung der postglazialen Erosion. – Rep. Inst. Freshwater Res. Drottningholm **37**: 186-235. NT+

– – 1962. Insects of Macquarie Island. Diptera: Chironomidae. – Pacific Insects **4** (4): 945-954. NT+

– – 1963. Limnic Diptera in their bearings on the problem of transantarctic faunal connections. Pp. 425-434 in: Gressitt, J. L. (ed.), Pacific basin biogeography. – Bishop Museum Press, Honolulu, Hawai'i. NT+

– – 1966. Transantarctic relationships and their significance, as evidenced by chironomid midges. With a monograph of the subfamilies Podonominae and Aphroteniinae and the austral Heptagyiae. – Kungl. Svenska Vetenskapsakad. Handl. **11**: 1-472. NT+

– – 1967. Insects and the problem of austral disjunctive distribution. – Ann. Rev. Entomol. **12**: 149-168. NT+

– – 1970. Diptera: Chironomidae of South Georgia. – Pacific Insects Monogr. **23**: 276. NT+

– – 1983a. *Chilenomyia paradoxa* gen. n., sp. n. and Chilenomyiinae, a new subfamily among the Chironomidae (Diptera). – Entomol. Scand. **14**: 33-45. NT+

– – 1983b. Two new aphrotenian larval types from Chile and Queensland, including *Anaphrotenia lacustris* n. gen., n. sp. (Diptera: Chironomidae). – Entomol. Scand. **14**: 415-433. NT+

Bylmakers, L. 1989. The colonization of artificial substrata by benthic invertebrates in the littoral zone of Lake Managua, Nicaragua. – Acta Biol. Debr. Oecol. Hungar. **3**: 71-81. NT+

– – & A. I. Sobalvarro 1988. Ecological studies on the profundal benthic invertebrate fauna of Lake Managua, Nicaragua. – Trop. Freshwater Biol. **1** (1): 30-41. NT+

Callisto, M., Serpa-Filho, A., Oliveira, S. J. de & F. A. Esteves 1996. Chironomids on leaves of *Typha domingensis* in a lagoon of Rio de Janeiro State (Brazil). – Stud. Neotrop. Fauna Environ. **31**: 51-53. NT+

Camousseight M. A. 1980. Catálogo de los tipos de insecta depositados en la colección del Museo Nacional de Historia Natural (Santiago, Chile). – Publ. Occ. Mus. Nac. Hist. Nat. (Santiago) **32**: 1-45. NT+

Carraro, V. M., Oliveira, S. J. de & L. E. P. do Rego 1992. On a new neotropical species of the genus *Djalmabatista* Fittkau, 1968 (Diptera, Chironomidae). – Mem. Inst. Oswaldo Cruz Rio de J. **87**, Suppl. 1: 57-60. NT+

Chalar, G. 1994. Composición y abundancia del zoobentos del Arroyo Toledo (Uruguay) y su relación con la calidad de agua. – Rev. Chil. Hist. Nat. **67** (2): 129-141. NT+

Cheng, L. & C. L. Hogue 1974. New distribution and habitat records of biting midges and mangrove flies from the coast of southern Baja California, Mexico (Diptera: Ceratopogonidae, Culicidae, Chironomidae, and Phoridae). – Entomol. News **85** (7&8): 211-218. NT+

Cockerell, T. D. A. 1915. A new midge from Guatemala. – Can. Entomol. **47**: 315-316. NT+

Coffman, W. P., De la Rosa, C., Cummins, K. W. & M. A. Wilzbach 1992. Species richness in some Neotropical (Costa Rica) and Afrotropical (West Africa) lotic communities of Chironomidae (Diptera). – Neth. J. Aquat. Ecol. **26** (2-4): 229-237. NT+

Contreras-Lichtenberg, R. 1982. Ein Beitrag zur Kenntnis von *Goeldichironomus (Chironomus) carus* (Townes) 1945 (Diptera, Chironomidae). – Spixiana (Munich) **5** (2): 175-182. NT+

– – 1988. *Tanytarsus curvicristatus* spec. nov. eine neue Chironomidenart aus Kolumbien (Diptera, Chironomidae). – Spixiana Suppl. (Munich) **14**: 101-104. NT+

– – 1994. Beitrag zur Kenntnis der Gattung *Dicrotendipes* Kieffer in Chile Insecta: Diptera: Chironomidae). – Ann. Naturh. Mus. Wien Ser. B, Bot. Zool. **96**: 591-598. NT+

Convey, P. & W. Block 1996. Antarctic Diptera: Ecology, physiology and distribution. – Eur. J. Entomol. **93**: 1-13. NT+

Cooper, B. E. 1991. Diptera types in the Canadian National Collection of Insects. Part 1. Nematocera. – Res. Branch, Agric. Can., Publ. 1845/B, III + 113 pp. NT+

Coquillett, D. W. 1895. Descriptions of new genera and new species. Pp. 307-319 in: Johnson, C. W., Diptera of Florida. – Proc. Acad. Nat. Sci Philadelphia **1895**: 303-340

– – 1900a. Papers from the Harriman Alaska Expedition. IX. Entomological results (3): Diptera. – Proc. Wash. Acad. Sci. **2**: 389-464

– – 1900b. Report on a collection of dipterous insects from Puerto Rico. – Proc. U. S. Nat. Mus. **22**: 249-270. NT+

– – 1902. New Diptera from North America. – Proc. U. S. Nat. Mus. **25**: 83-126

Cotroni Valenti, W. & O. Froehlich 1986. Estudo da diversidade da taxocenose de Chironomidae de dez reservatórios do Estado de São Paulo. – Cienc. Cult. (São Paulo) **38** (4): 703-707. NT+

Cranston, P. S. & D. D. Judd 1987. *Metriocnemus* (Diptera: Chironomidae) – an ecological survey and description of a new species. – J. N. Y. Entomol. Soc. **95**: 534-536. NT+

– – & J. Martin 1989. Family Chironomidae. Pp. 252-274 in: Evenhuis, N. L. (ed.), Catalog of the Diptera of the Australasian and Oceanic Regions. – Bishop Mus. Spec. Publ. **86**: 1-1155. NT+

– – & U. Nolte 1996. *Fissimentum*, a new genus of drought-tolerant Chironomini (Diptera: Chironomidae) from the Americas and Australia. – Entomol. News **107** (1): 1-15. NT+

– – , Webb, C. J. & J. Martin 1990. The saline nuisance chironomid *Carteronica longilobus* (Diptera: Chironomidae): a systematic reappraisal. – Syst. Entomol. **15**: 401-432

Curran, C. H. 1928. Insects of Porto Rico and the Virgin Islands. Diptera or two-winged flies. – Sci. Surv. Porto Rico Virg. Isl. (N. Y. Acad. Sci.) **11** (1): 10-13. NT+

– – 1932. The Norwegian zoological expedition to the Galápagos Islands 1925, conducted by Alf Wollebaek. IV. Diptera. (Excl. of Tipulidae and Culicidae). – Nyt Magazin Naturvidenskaberne **71** [or Meddelelser Zool. Mus. Oslo **30**]: 347-366. NT+

– – 1934. The Templeton Crocker Expedition of the California Academy of Sciences, 1932. No. 13. Diptera. – Proc. Calif. Acad. Sci., 4th Ser. **21**: 147-172. NT+

Curry, L. L. 1974. The midge fauna (Diptera, Chironomidae) of the U. S. and British Virgin Islands; the genera *Goeldichironomus* and *Siolimyia*. – Entomol. Tidskr. **95** (Suppl.): 58-65. NT+

– – & M. C. Curry 1971. The Chironomidae (Diptera) found in the U. S. Virgin Islands and Anegada, British Virgin Islands. – Can. Entomol. **103**: 310-314. NT+

Davies, B. R. & K. F. Walker (eds.) 1986. The ecology of river systems. – Dr. Junk, Dordrecht, XVIII + 793 pp. NT+

Day, J. A. & B. R. Davies 1986. The Amazon river system. Pp. 289-318 in: Davies, B. R. & K. F. Walker (eds.), The ecology of river systems. – Dr. Junk, Dordrecht, XVIII + 793 pp. NT+

Dejoux, C. 1993. Benthic invertebrates of some saline lakes of the Sud Lipez region, Bolivia. – Hydrobiologia **267**: 257-267. NT+

– – & A. Iltis (eds.) 1992. Lake Titicaca. A synthesis of limnological knowledge. – Monogr. Biol. **68**: 1-584. NT+

De la Rosa, C. 1992. Phoretic associations of Chironomidae (Diptera) on Corydalidae (Megaloptera) in northwestern Costa Rican streams. – J. North Am. Benthol. Soc. **11** (3): 316-323. NT+

Dendy, J. S. & J. E. Sublette 1959. The Chironomidae (=Tendipedidae: Diptera) of Alabama with descriptions of six new species. – Ann. Entomol. Soc. Amer. **52** (5): 506-519

de Oliveira, S. J. see: Oliveira, S. J. de

Di Persia, D. H. 1986. Zoobenthos of the Paraná system. Pp. 589-598 in: Davies, B. R. & K. F. Walker (eds.), The ecology of river systems. – Dr. Junk, Dordrecht, XVIII + 793 pp. NT+

– – & J. Olazarri 1986. Zoobenthos of the Uruguay system. Pp. 623-629 in: Davies, B. R. & K. F. Walker (eds.), The ecology of river systems. Dr. Junk, Dordrecht, XVIII + 793 pp. NT+

Eaton, A. E. 1875. Breves dipterarum uniusque lepidopterarum Insulae Kerguelensi indigenarum diagnoses. – Entomol. Mon. Mag. **12**: 58-61

Edward, D. H. D. 1989. Gondwanaland elements in the Chironomidae (Diptera) of South-Western Australia. – Acta Biol. Debr. Oecol. Hung. **2**: 181-187 NT+

Edwards, F. W. 1926. On marine Chironomidae (Diptera); with descriptions of a new genus and four new species from Samoa. – Proc. Zool. Soc. London **51**: 779-806. NT+

– – 1928. Nematocera. – Insects of Samoa, pt. **6** (fasc. 2): 23-102. NT+

– – 1929. British non-biting midges (Diptera, Chironomidae). – Trans. R. Entomol. Soc. London **77**: 279-430

– – 1931. Chironomidae. Pp. 233-331 in: Diptera of Patagonia and South Chile. II (5). – Trustees Brit. Mus. (Nat. Hist.), London. NT+

– – 1932. Recent literature. Faune de France: 23. Diptères: Chironomidae, IV. Par M. Goetghebuer. Paris (Lechevalier), 1932. – Entomologist **65**: 140-141. NT+

– – 1933a. Mycetophilidae, Culicidae, and Chironomidae and additional records of Simuliidae, from the Marquesas Islands. – Bishop Mus. Bull. **114**: 85-92. NT+

– – 1933b. Die Ausbeute der deutschen Chaco-Expedition 1925/26. – Diptera XXXIX-XLI. Cecidomyiidae, Chironomidae, Ceratopogonidae. – Konowia **12**: 86-88. NT+

– – 1935. P. 110 in: Anonymous, Addenda et Corrigenda. Index. – Insects of Samoa, pt. **9** (fasc. 3): 105-159. NT+

– – & R. C. Shannon 1927. Expedición entomológica argentino-británica al Noroeste de la Patagonia. – Rev. Inst. Bacteriol. (Dept. Nac. Higiene B. Aires) **7** (4): 643-661. NT+

Edwards, M. & M. B. Usher 1985. The winged Antarctic midge *Parochlus steinenii* (Gerke) [sic!] (Diptera: Chironomidae) in the South Shetland Islands. – Biol. J. Linn. Soc. **26**: 83-93. NT+

Enderlein, G. 1908. Die biologische Bedeutung der Antarktis und ihrer Faunengebiete mit besonderer Berücksichtigung der Insektenwelt. – Dt. Südpolar-Exped. 1901-1903 **10** (Zool. II.): 326-360 + 1 pl. NT+

– – 1912. Die Insekten des Antarkto-Archiplata-Gebietes (Feuerland, Falklands-Inseln, Südgeorgien). – Kungl. Svenska Vetenskapakad. Handl. **48** (3): 1-170. NT+

Epler, J. H. 1986a. *Oukuriella*, a new genus of Chironomidae (Diptera) from South America. – Entomol. Scand. **17** (2): 157-163. NT+

– – 1986b. A novel new Neotropical *Nanocladius* (Diptera: Chironomidae), symphoretic on *Traverella* (Ephemeroptera: Leptophlebiidae). – Fla. Entomol. **69** (2): 319-327. NT+

– – 1987a. Revision of the Nearctic *Dicrotendipes* Kieffer, 1913 (Diptera: Chironomidae). – Evol. Monograph. **9**: 1-102 + 37 pl. NT+

– – 1987b. Notes on the *Dicrotendipes* (Diptera: Chironomidae) of Mexico, with descriptions of two new species. – Entomol. Scand. Suppl. **29**: 147-154. NT+

– – 1988a. A reconsideration of the genus *Apedilum* Townes, 1945 (Diptera, Chironomidae). – Spixiana. Suppl. (Munich) **14**: 105-116. NT+

-- 1988b. Biosystematics of the genus *Dicrotendipes* Kieffer, 1913 (Diptera: Chironomidae: Chironominae) of the world. – Mem. Am. Entomol. Soc. **36**: 1-214. NT+
-- 1995. Identification manual for the larval Chironomidae (Diptera) of Florida. 2nd edition. – Fla. Dept. Environ. Protect., Tallahassee, V + 312 pp
-- 1996a. New species of *Oukuriella* (Diptera: Chironomidae) from Costa Rica. – Hydrobiologia **318** (1&2): 3-11. NT+
-- 1996b. A new species of *Dicrotendipes* (Diptera: Chironomidae) from Costa Rica. – Hydrobiologia **318** (1&2): 13-15. NT+
-- & C. L. De la Rosa 1995. *Tempisquitoneura*, a new genus of Neotropical Orthocladiinae (Diptera: Chironomidae) symphoretic on *Corydalus* (Megaloptera: Corydalidae). – J. North Am. Benthol. Soc.: **14** (1): 50-60. NT+
Escalante, A. H. 1982. Contribución al conocimiento de las relaciones tróficas de peces de agua dulce del área platense. I. *Astyanax eigenmanniorum* (Osteichthyes Tetragonopteridae). – Limnobios **2** (5): 311-322. NT+
-- 1983a. Contribución al conocimiento de las relaciones tróficas de peces de agua dulce del área platense. II. Otros Tetragonopteridae. – Limnobios **2** (6): 379-402. NT+
-- 1983b. Contribución al conocimiento de las relaciones tróficas de peces de agua dulce del área platense. III. Otras espécies. – Limnobios **2** (7): 453-463. NT+
-- 1984. Contribución al conocimiento de las relaciones tróficas de peces de agua dulce del área platense. IV. Dos espécies de Cichlidae y miscelanea. – Limnobios **2** (8): 562-578. NT+
Ezcurra de Drago, I. & A. Bonetto 1969. Algunas características del bentos en los saltos del río Uruguay, con especial referencia a la ecología de los Poriferos. – Physis **28** (77): 359-369. NT+
Evenhuis, N. L. (ed.) 1989. Appendix I. Diptera of Antarctica and subantarctic islands. Pp. 797-804 in: Evenhuis, N. L. (ed.), Catalog of the Diptera of the Australasian and Oceanic Regions. – Bishop Mus. Spec. Publ. **86**: 1-1155. NT+
-- 1994. Catalogue of the fossil flies of the world (Insecta: Diptera). – Backhuys Publ., Leiden, VIII + 600 pp. NT+
Fabricius, J. C. 1794. Entomologia systematica emendata et aucta. – Hafniae (=Copenhagen), IV + 472 pp
-- 1805. Systema antliatorum. Secundum. Ordines, genera, species. Adiectis synonymis, locis, observationibus, descriptionibus. – K. Reichard, Brunsvigae (=Brunswick), 375 + 30 pp. NT+
Ferrington, L. C. jr., Buzby, K. M. & E. Masteller 1993. Composition and temporal abundance of Chironomidae emergence from a tropical rainforest stream at El-Verde, Puerto Rico. – J. Kans. Entomol. Soc. **66** (2): 167-180. NT+
-- & H. E. Pehofer, 1996. Instar distribution and biomass of Chironomidae larvae in Lago El Junco, Isla San Cristobal, the Galápagos. – Hydrobiologia **318** (1&2): 123-133. NT+
-- & O. A. Sæther 1995. *Physoneura*, a new genus of Orthocladiinae from Patagonia and South Chile (Diptera: Chironomidae). – Aquat. Insects **17** (1): 57-63. NT+
Fish, D. 1983. Phytotelmata: Flora and fauna. Pp. 1-27 in: Frank, J. H. & L. P. Lounibos (eds.), Phytotelmata: Terrestrial plants as hosts for aquatic insect communities. – Plexus Publ., Medford, New Jersey, VII + 293 pp. NT+
Fittkau, E. J. 1962. Die Tanypodinae (Diptera, Chironomidae). Die Tribus Anatopyniini, Macropelopiini und Pentaneurini. – Abh. Larvalsyst. Insekten **6**: 1-453. NT+
-- 1963. *Manoa*, eine neue Gattung der Chironomidae (Diptera) aus Zentralamazonien. Chironomidenstudien IX. – Arch. Hydrobiol. **59**: 373-390. NT+
-- 1965. Revision der von E. Goeldi aus dem Amazonasgebiet beschriebenen Chironomiden (Diptera). Chironomidenstudien X. – Beitr. Neotrop. Fauna **4**: 209-226. NT+
-- 1967. On the ecology of Amazonian rain-forest streams. – Atas Simpósio Biota Amazônica **3** (Limnol.): 97-108. NT+
-- 1968a. *Siolimyia amazonica* n. gen. n. spec., eine flugfähige Chironomide (Diptera) mit einem Hypopygium inversum. – Amazoniana **1**: 259-265 + IX pl. NT+
-- 1968b. Eine neue Tanypodinae-Gattung, *Djalmabatista*, (Chironomidae, Diptera) aus dem brasilianischen Amazonasgebiet. – Amazoniana **1** (4): 327-349. NT+
-- 1968c. *Chironomus strenzkei* n. sp. (Chironomidae, Dipt.) ein neues Laboratoriumstier. – Z. Morphol. Tiere **63**: 239-250. NT+
-- 1971a. Distribution and ecology of Amazonian chironomids (Diptera). – Can. Entomol. **103**: 407-413. NT+
-- 1971b. Der Torsionsmechanismus beim Chironomiden-Hypopygium. – Limnologica **8**: 27-34. NT+
-- 1974. *Ichthyocladius* n. gen., eine neotropische Gattung der Orthocladiinae (Chironomidae, Diptera), deren Larven epizoisch auf Welsen (Astroblepidae und Loricariidae) leben. – Entomol. Tidskr. Suppl. **95**: 91-106. NT+
-- 1977. Kinal and kinon, habitat and coenosis of the surface drift as seen in Amazonian running waters. – Geo-Eco-Trop. **1**: 9-21. NT+
-- 1978. Sich abzeichnende Verbreitungsmuster in der neotropischen-nearktischen Chironomidenfauna. – Mitt. Dtsch. Ges. Allg. Angew. Entomol. **11**: 77-81. NT+
-- (printed as "Fitkau, E.") 1986. Conocimiento actual sobre la colonización de la región tropical Sudamericana por insectos acuáticos y su historia evolutiva, con especial referencia a los Quironómidos. – An. Mus. Hist. Nat. Valpso. **17**: 97-103. NT+
-- & D. A. Murray 1988. *Bethbilbeckia* floridensis: a new genus and species of Macropelopiini from the south eastern Nearctic. (Diptera: Chironomidae). – Spixiana Suppl. (Munich) **14**: 253-259
-- & F. Reiss 1973. Amazonische Tanytarsini (Chironomidae, Diptera). I. Die *riopreto*-Gruppe der Gattung *Tanytarsus*. – Stud. Neotrop. Fauna **8**: 1-16 NT+
-- & -- 1976. Die zoogeographische Sonderstellung der neotropischen Chironomiden. – Spixiana (Munich) **2**: 273-280. NT+

– – , – – & O. Hoffrichter 1979. A bibliography of the Chironomidae. – Gunneria **26**: 177 pp

Frank, J. H. 1983. Bromeliad phytotelmata and their biota, especially mosquitoes. Pp. 101-128 in: Frank, J. H. & L. P. Lounibos (eds.), Phytotelmata: Terrestrial plants as hosts for aquatic insect communities. – Plexus Publ., Medford, New Jersey, VII + 293 pp. NT+

– – & L. P. Lounibos (eds.) 1983. Phytotelmata: Terrestrial plants as hosts for aquatic insect communities. – Plexus Publ., Medford, New Jersey, VII + 293 pp. NT+

Freeman, P. 1959. A study of the New Zealand Chironomidae (Diptera, Nematocera). – Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Entomol. **7** (9): 393-437. NT+

– – 1961. The Chironomidae of Australia. – Austral. J. Zool. **9** (4): 611-737. NT+

– – & P. S. Cranston 1980. Family Chironomidae. Pp. 175-202 in: Crosskey, R. W. (ed.), Catalogue of the Diptera of the Afrotropical region. – Brit. Mus. (Nat. Hist.), 1437 pp. NT+

Freihofer, W. C. & E. H. Neil 1967. Commensalism between midge larvae (Diptera: Chironomidae) and catfishes of the families Astroblepidae and Loricariidae. – Copeia **1**: 39-45. NT+

Freitas, F. de, Floeter-Winter, L. M. & O. Leoncini 1985. Cytological and cytochemical characterization of the polytene chromosomes of *Chironomus sancticaroli* (Diptera: Chironomidae). – Rev. Bras. Genet. **8** (1): 47-60. NT+

Garrett, C. B. D. 1925. Seventy new Diptera. – Cranbrook, B.C., 16 pp

Gerecke, R., Peck, S. B. & H. E. Pehofer 1995. The invertebrate fauna of the inland waters of the Galápagos Archipelago (Ecuador) – a limnological and zoogeographical summary. – Arch. Hydrobiol. Suppl. **107** (2): 113-147. NT+

Gerry, B. I. 1932. A new species of *Chironomus* from Jamaica (Chironomidae). – Psyche (Cambridge) **39**: 69-71. NT+

– – 1933. Four new species of Chironomidae from the Greater Antilles. – Psyche (Cambridge) **40**: 94-97. NT+

Goeldi, E. A. 1905. Os mosquitos no Pará. – Mem. Mus. Paraense Hist. Nat. Ethnogr. **4**: 134-139. NT+

Goetghebuer, M. 1921. Chironomides de Belgique et spécialement de la zone des Flandres. – Mem. Mus. R. Hist. Nat. Belg. **8** (4): 1-211

– – 1927. Nouveaux matériaux pour l'étude de la faune des Chironomides de Belgique. 3me note. – Annls. Biol. Lacustre **15**: 93-104

– – 1932. Diptères Chironomidae IV (Orthocladiinae, Corynoneurinae, Clunioninae, Diamesinae). – Faune Fr. **23**: 1-204

Gómez P. L. D. 1977. La biota bromelícola excepto anfíbios y reptiles. – Hist. Nat. Costa Rica **1**: 45-62. NT+

Gonser, T. 1990. Beiträge zur Biologie südneotropischer Ephemeropteren. – Doct. diss. Univ. Freiburg, Germany, III + 224 pp. NT+

Gonzalez, J. M., Jaffe, K. & F. Michelangeli 1991. Competition for prey between the carnivorous Bromeliaceae *Brocchinia reducta* and Sarraceneacea *Heliamphora nutans*. – Biotropica **23** (4b): 602-604. NT+

Goulden, C. E. 1966. The animal microfossils. In: The history of Laguna de Petenxil, Guatemala. – Mem. Connecticut Acad. Arts Sci. **17**: 84-120. NT+

Grodhaus, G. 1987. *Endochironomus* Kieffer, *Tribelos* Townes, *Synendotendipes* n. gen., and *Endotribelos* n. gen. (Diptera: Chironomidae) of the Nearctic region. – J. Kans. Entomol. Soc. **60** (2): 167-247. NT+

Guido Pereira, S., Pereira, M. E. de. & F. Weibezahn 1983. Algunos aspectos de la depredación por parte de los peces sobre el bentos del Lago de Valencia, Venezuela. – Acta Cient. Venez. **34** (1): 34-38. NT+

Halvorsen, G. A. 1988. Redescription of *Paratrissocladius acuminatus* (Edwards) comb. nov. (=*Cardiocladius acuminatus* Edwards) from southern Chile (Diptera: Chironomidae). – Spixiana Suppl. (Munich) **14**: 85-89. NT+

Harrison, A. D. & J. J. Rankin 1975. Forest litter and stream fauna on a tropical island, St. Vincent, West Indies. – Int. Ver. Theor. Angew. Limnol. Verh. **19**: 1736-1745. NT+

– – 1976a. Hydrobiological studies of eastern Lesser Antillean islands. I. St. Vincent: Freshwater habitats and water chemistry. – Arch. Hydrobiol. Suppl. **50**: 96-144. NT+

– – 1976b. Hydrobiological studies of eastern Lesser Antillean islands. II. St. Vincent: Freshwater fauna – its distribution, tropical river zonation and biogeography. – Arch. Hydrobiol. Suppl. **50**: 275-311. NT+

Hashimoto, H. 1976. Non-biting midges of marine habitats (Diptera: Chironomidae). Pp. 377-414 in: Cheng, L. (ed.), Marine insects. – North Holland Publ. Co., Amsterdam. NT+

– – 1979. A new species of *Thalassomyia* [sic!] (Diptera, Chironomidae) from Cocos Island, Costa Rica. – Annot. Zool. Japon. **52**: 272-276. NT+

Heard, S. B. 1994. Pitcher-plant midges and mosquitoes: a processing chain commensalism. – Ecology **75**: 1647-1660. NT+

Hennig, W. 1950. Die Larvenformen der Dipteren. Eine Übersicht über die bisher bekannten Jugendstadien der zweiflügeligen Insekten. 2. Teil. – Akademie-Verlag, Berlin, VII + 460 pp. NT+

Higuti, J., Takeda, A. M. & A. C. Paggi 1993. Distribuição espacial das larvas de Chironomidae (Insecta, Diptera) do Rio Baía (MS – Brasil). – Rev. Unimar **15** (Suppl.): 65-81. NT+

Hirvenoja, M. 1973. Revision der Gattung *Cricotopus* van der Wulp und ihrer Verwandten (Diptera, Chironomidae). – Ann. Zool. Fenn. **10**: 1-363. NT+

Hoffrichter, O. & F. Reiss 1981. Supplement 1 to "A bibliography of the Chironomidae". – Gunneria **37**: 68 pp

Hogue, C. L. 1975. Possible effects of sea water introductions to the habitats of aquatic insects in Gatun Lake. – Spec. Rept. to Panama Canal Comp., 62 pp. NT+

– – 1993. Latin American insects and entomology. – Univ. of California Press, Berkeley, XIV + 536 pp. NT+

– – & S. E. Miller 1981. Entomofauna of Cocos Island, Costa Rica. – Atoll Res. Bull. **250**: 1-29. NT+

Holmgren, A. E. 1869. Bidrag til Kännodomen om Beeren Eilands och Spetsbergen Insekt-Fauna. – Kungl. Svenska Vetensk. Handl. **8**: 1-55

Hunter, W. D. 1900. Catalogue of the Diptera of South America. Part I. Bibliography and Nemocera. – Trans. Am. Entomol. Soc. **26**: 260-298. NT+

Hurd, P. D. jr., Smith, R. F. & J. W. Durham 1962. The fossiliferous amber of Chiapas, Mexico. – Ciencia **21**: 107-118. NT+

Hynes, H. B. N. 1971. Zonation of the invertebrate fauna in a West Indian stream. – Hydrobiologia **38**: 1-8. NT+

International Commission on Zoological Nomenclature 1985. International Code of Zoological Nomenclature. Third edition. – Internat. Trust Zool. Nomenclature, London, XX + 338 pp. NT+

Irmler, U. 1975. Ecological studies of the aquatic soil invertebrates in three inundation forests of Central Amazonia. – Amazoniana **5**: 339-406. NT+

Jackson, J. K. & B. W. Sweeney 1995. Egg and larval development times for 35 species of tropical stream insects from Costa Rica. – J. North Am. Benthol. Soc. **14** (1): 115-130. NT+

Jacobs, J. C. 1900. Diptères. Pp. 106-107 in: Diagnoses d'insectes recueillis par l'expedition antarctique Belge. – Ann. Soc. Entomol. Belg. **44**: 104-113. NT+

– – 1906. Bibionidae, Chironomidae, Culicidae, Tipulidae, Syrphidae, Muscidae, Rhyphidae, Anthomyidae. Pp. 67-71 in: Exped. Antarct. Belge, Résultats du voyage du S. Y. Belgica en 1897-1898-1899, Rapp. Sci., Zool., Insectes, Diptères. – Impr. Buschmann, Antwerp. NT+

Jiménez, C. & M. Springer 1994. Vertical distribution of benthic macrofauna in a Costa Rican crater lake. – Rev. Biol. Trop. **42** (1&2): 175-179

Johannsen, O. A. 1903. Aquatic nematocerous Diptera. Pp. 328-441 in: Needham, J. G., MacGillivray, A. D., Johannsen, O. A. & K. C. Davis, Aquatic insects in New York State. – Bull. N. Y. State Mus. **68**: 197-517

– – 1905. Aquatic nematocerous Diptera II. Chironomidae. Pp. 76-327 + 22 plates in: Needham, J. G., Morton, K. I. & O. A. Johannsen, (eds.), May flies and midges of New York. – Bull. N. Y. State Mus. **86**: 352 pp. NT+

– – 1907. Appendix. Some new species of Kansas Chironomidae. Pp. 109-112 in: Tucker, E. S., Some results of desultory collecting of insects in Kansas and Colorado. – Kansas Univ. Sci. Bull. **4**: 51-112

– – 1908. New North American Chironomidae. Pp. 264-285 in: Felt, E. P., 23rd report of the State entomologist on injurious and other insects of the State New York. – Bull. N. Y. State Mus. **124**: 5-541

– – 1938. New species of Nemocera from Puerto Rico. – J. Agric. Univ. Puerto Rico **22**: 219-225. NT+

– – 1942. Immature and adult stages of new species of Chironomidae (Diptera). – Entomol. News **53**: 70-77. NT+

– – 1946. Revision of the North American species of the genus *Pentaneura* (Tendipedidae: Chironomidae, Diptera). – J. N. Y. Entomol. Soc. **54**: 267-289. NT+

Johnson, C. W. 1924. Diptera of the Williams Galápagos Expedition. – Zoologica (New York) **5** (8): 85-92. NT+

Junk, W. 1973a. Investigations on the ecology and production-biology of the "floating meadows" (Paspalo-Echinochloetum) on the middle Amazon. Part II. The aquatic fauna in the root zone of floating vegetation. – Amazoniana **4**: 9-102. NT+

– – 1973b. Faunistisch-ökologische Untersuchungen als Möglichkeit der Definition von Lebensräumen, dargestellt an Überschwemmungsgebieten. – Amazoniana **4**: 263-271. NT+

Kertész, K. 1902. Catalogus dipterorum hucusque descriptorum. Vol. I. – Engelmann, Leipzig + Mus. Nat. Hungar., Budapest. NT+

Kieffer, J. J. 1906a. Diptera. Fam. Chironomidae. – In: Wytsman, P. (ed.), Genera Insectorum **42**: 1-78 + 4 pl. NT+

– – 1906b. Description d'un genre nouveau et de quelques espèces nouvelles de Diptères de l'Amérique du Sud. – Ann. Soc. Sci. Bruxelles, Serie B **30**: 349-358. NT+

– – 1909. Description de quelques Diptères exotiques. – Boll. Lab. Zool. Gen. Agric. (Portici) **4**: 327-328. NT+

– – 1911. Nouvelles descriptions de Chironomides obtenus d'éclosion. – Bull. Soc. Hist. Nat. Metz **27**: 1-60

– – 1917. Chironomides d'Amérique conservés au Musée National Hongrois de Budapest. – Ann. Hist.-Nat. Mus. Nat. Hungar. **15**: 292-364. NT+

– – 1918. Beschreibung neuer, auf Lazarettschiffen des östlichen Kriegsschauplatzes und bei Ignalino in Litauen v. Dr. W. Horn gesammelter Chironomiden, mit Übersichtstabellen einiger Gruppen von palaearktischen Arten (Dipt.). – Entomol. Mitt. **7**: 35-53, 94-110, 163-188

– – 1921. Description de quelques Chironomides exotiques. – Ann. Soc. Sci. Bruxelles, Serie B **40**: 181-186. NT+

– – 1925. Chironomides de la République Argentine. – Ann. Soc. Sci. Bruxelles **44** (2ieme partie): 73-92. NT+

– – & A. Thienemann 1908. Neue und bekannte Chironomiden und ihre Metamorphose. I. Neue und bekannte Chironomiden (Kieffer). – Z. Wiss. InsektBiol. **4**: 1-10, 33-39, 78-84

Knöppel, H.-A. 1970. Food of Central Amazonian fishes. Contribution to the nutrient ecology of Amazonian rain forest streams. – Amazoniana **2**: 257-352. NT+

Laessle, A. M. 1961. A microlimnological study of Jamaican bromeliads. – Ecology **42**: 499-517. NT+

Langton, P. H., Cranston, P. S. & P. D. Armitage 1988. The parthenogenetic midge of water supply systems, *Paratanytarsus grimmii* (Schneider) (Diptera: Chironomidae). – Bull. Entomol. Res. **78**: 317-328. NT+

Lenz, F. 1939. Die Chironomidengattung *Coelotanypus* (mit einem Beitrag von F. W. Edwards, London). – Zool. Anz. **127**: 177-184. NT+

– – 1950. Die Metamorphose einer tropischen *Pelopia*-Art. Pp. 502-515 in: Herre, W. (ed.), Neue Ergebnisse und Probleme der Zoologie – Zool. Anz. **145**, Ergänzungsband, XII + 1154 pp. NT+

Lichtenberg, R. 1979a. Chironomiden aus Kolumbien I. Ein Beitrag zur Verbreitung von *Cryptocladopelma boydi* (Beck, 1962) (Diptera, Nematocera). – Ann. Naturhist. Mus. Wien **82**: 541-548. NT+

– – 1979b. *Goeldichironomus pseudopictus* n. sp., eine neue Chironomidenart aus Kolumbien (Diptera, Nematocera). Chironomiden aus Kolumbien II. – Aquat. Insects **1** (2): 91-102. NT+

Lichtwardt, R. W. 1994. Trichomycete fungi living in the guts of Costa Rican phytotelm larvae and other lentic dipterans. – Rev. Biol. Trop. **42** (1&2): 31-48

Lindeberg, B. & T. Wiederholm 1979. Notes on the taxonomy of European species of *Chironomus* (Diptera: Chironomidae). – Entomol. Scand. Suppl. **10**: 99-116

Linnaeus, C. 1758. Systema naturae per regna tria naturae. Ed. **10**. 1: 1-824

Linsley, E. G. 1977. Insects of the Galápagos (Supplement). – Occ. Pap. Calif. Acad. Sci. **125**: 1-50. NT+

– – & R. L. Usinger 1966. Insects of the Galápagos Islands. – Proc. Calif. Acad. Sci., 4th Ser. **33**: 113-196. NT+

Lizer, C. 1919. Primer ensayo bibliográfico de entomología Argentina. Pp. 351-380 in: Primer reunión nacional de la Sociedad Argentina de Ciencias Naturales: Tucumán, 1916. – Impr. Coni, Buenos Aires. NT+

Loew, H. 1861a. Diptera Americae septentrionalis indigena. Centuria prima. – Berl. Entomol. Z. **5**: 307-359

– – 1861b. Diptera aliquot in insula Cuba collecta. – Wiener Entomol. Monatsschr. **5**: 33-43. NT+

– – 1866. Diptera Americae septentrionalis indigena. Centuria septima. – Berl. Entomol. Z. **10**: 1-54. NT+

Lothrop, B. B. & M. S. Mulla 1995. Mode of existence and seasonality of midge larvae (Diptera: Chironomidae) in man-made lakes in the Coachella Valley, southern California. – J. Am. Mos. Control Assoc. **11** (1): 77-85

Lüling, K. H. 1975. Ichthyologische und gewässerkundliche Beobachtungen und Untersuchungen an der Yarina Cocha, in der Umgebung von Pucallpa und am Rio Pacaya (mittlerer und unterer Ucayali, Ostperu). – Zool. Beitr. **21**: 29-96. NT+

Lynch Arribálzaga, E. 1881a. IV. Diptera. Pp. 88-91 in: Doering, A., Berg, C. & E. L. Holmberg, Expedición al Rio Negro (Patagonia). 1ra Parte. Zoología. – Ostwald & Martinez, Buenos Aires, 168 pp. + 4 plates + 1 p. errata. NT+

– – 1881b. Neue Dipteren aus dem südlichen Gebiet der Pampa. – Stettiner Entomol. Zeitg. **42** (4-6): 189-192. NT+

– – 1882. Catálogo de los Dípteros hasta ahora descritos que se encuentran en las repúblicas del Río de la Plata. – Bol. Acad. Nac. Cienc. Córdoba **4** (2): 109-152. NT+

Lynch Arribálzaga, F. 1893. Dipterología Argentina (Chironomidae). – Bol. Acad. Nac. Cienc. Córdoba **13**: 211-258. NT+

Macquart, J. 1826. Insectes Diptères du Nord de la France. Tipulaires. – Mem. Soc. Sci. Agric. Arts Lille, **1823-1824**: 59-224

– – 1838. Diptères exotiques nouveaux ou peu connus. – Mem. Soc. Roy. Sci. Agric. Arts Lille **1** (1.re partie), 221 + XXV pp. NT+

Maes, J.-M. 1990. Catálogo de los Diptera de Nicaragua. 5. Chironomidae (Nematocera). – Rev. Nicar. Entomol. **14**: 41-43. NT+

Maldonado Capriles, J. & C. A. Navarro 1967. Additions and corrections to Wolcott's "Insects of Puerto Rico". – Caribb. J. Sci. **7** (1&2): 45-64. NT+

Malloch, J. R. 1915. The Chironomidae, or midges, of Illinois, with particular reference to the species occurring in the Illinois River. – Bull. Illinois State Lab. Nat Hist. **10** (6): 275-543

Marchese, M. & I. Ezcurra de Drago 1983. Zoobentos de los principales tributarios del río Paraná medio en el tramo Goya – Diamante. Su relación con el cauce principal y cauces secundarios. – Rev. Asoc. Cienc. Nat. Litoral **14** (2): 95-109. NT+

– – 1992. Benthos of the lotic environments in the middle Paraná River system: transverse zonation. – Hydrobiologia **237**: 1-13. NT+

Marlier, G. 1965. Étude sur les lacs de l'Amazonie Centrale. – Cadernos de Amazonia **5**: 1-52. NT+

– – 1967. Hydrobiology in the Amazon region. – Atas Simpósio Biota Amazônica **3** (Limnol.): 1-7. NT+

Martin, J. 1979. Chromosomes as tools in taxonomy of Chironomidae (Diptera). – Entomol. Scand. Suppl. **10**: 67-74

Masaferro, J., Paggi, A. C. & A. Rodrigues Capítulo 1991. Estudio poblacional de los quironómidos (Insecta Diptera) de la Laguna de Lobos, Provincia de Buenos Aires, Argentina. – Graellsia **47**: 129-137. NT+

Meigen, J. W. 1804. Klassifikation und Beschreibung der europäischen zweiflügeligen Insekten. Vol. **1**, Part 1. – K. Reichard, Brunswick, XXVIII + 152 pp. + 8 pl. NT+

– – 1818. Systematische Beschreibung der bekannten europäischen zweiflügeligen Insekten. Part **1**. – F. W. Forstmann, Aachen, XXXVI + 325 pp. + 11 pl. NT+

– – 1830. Systematische Beschreibung der bekannten europäischen zweiflügeligen Insekten. Vol. **6**. – Schulz, Hamm, XI + 401 pp

Messias, M. C. 1995. Contribução ao estudo da intersexualidade induzida pelo parasitismo por larvas de mermitídeos (Nematoda: Mermithidae) em adultos de quironomídeos (Diptera: Nematocera, Chironomidae) no Brasil. – Master's thesis, Univ. Fed. Rur. Rio de Janeiro, Brazil, 55 pp. NT+

Meunier, F. 1904. Monographie des Cecidomyidae, des Sciaridae, des Mycetophilidae et des Chironomidae de l'ambre de la Baltique. – Polleunis & Centerick, Brussels, 264 pp. NT+

Miller, A. C. 1971. Observations on the Chironomidae (Diptera) inhabiting the leaf axils of two species of Bromeliaceae on St. John, U.S. Virgin Islands. – Can. Entomol. **103**: 391-396. NT+

Morath, E. 1970. Untersuchungen zur Morphologie und Cytotaxionomie [sic!] kolumbianischer *Chironomus*arten (Diptera). – State exam. thesis, Univ. Freiburg, Germany, 62 pp. NT+

Naeem, S. 1988. Predator-prey interactions and community structure: chironomids, mosquitoes and copepods in *Heliconia imbricata* (Musaceae). – Oecologia (Berlin) **77**: 202-209. NT+

Nessimian, J. L. 1993. Estrutura, composição e dinâmica da fauna invertebrada bentônica, em um brejo entre dunas no litoral do Estado do Rio de Janeiro. – Doct. thesis, Inst. Biociências, UNESP, Rio Claro, Brazil, V + 251 pp. NT+

– – 1995a. Composição da fauna de invertebrados bentônicos em um brejo entre dunas no litoral do Estado do Rio de Janeiro, Brasil. – Acta Limnol. Bras. 7: 41-59. NT+

– – 1995b. Abundância e biomassa de macroinvertebrados bentônicos em um brejo de dunas no litoral do Estado do Rio de Janeiro. – Rev. Bras. Biol. **55** (4): 661-683. NT+

– – & A.M. Sanseverino 1995. Structure and dynamics of chironomid fauna from a sand dune marsh in Rio de Janeiro State, Brazil. – Stud. Neotrop. Fauna Environ. **30** (4): 207-219. NT+

Nolte, U. 1986. Erstbesiedlung künstlicher Kleingewässer und primäre Sukzession des Makrozoobenthos unter besonderer Berücksichtigung der Chironomidae (Diptera) – Feldexperimente in Zentralamazonien. – Doct. diss., Univ. Göttingen, Germany, 263 pp. NT+

– – 1988. Small water colonization in pulse stable (várzea) and constant (terra firme) biotopes in the Neotropics. – Arch. Hydrobiol. **113**: 541-550. NT+

– – 1989. Observations on Neotropical rainpools (Bolivia) with emphasis on Chironomidae (Diptera). – Stud. Neotrop. Fauna Environ. **24** (3): 105-120. NT+

– – 1995. From egg to imago in less than seven days: *Apedilum elachistus*. Pp. 177-184 in: Cranston, P. S. (ed.), Chironomids: From genes to ecosystems. – CSIRO, East Melbourne, VI + 482 pp. NT+

Odum, H. T. & R. F. Pigeon (eds.) 1970. A tropical rain forest. A study of irradiation and ecology at El Verde, Puerto Rico. – U. S. Atomic Energy Comm., Oak Ridge, Tenn., 1667 pp. NT+

Oliveira, S. J. de 1944. Sôbre a presença de "*Tanypus stellatus*" Coquillett, 1902 no estado de Minas Gerais, Brasil (Diptera, Chironomidae, Tanypodinae). – Rev. Bras. Biol. **4** (1): 91-94. NT+

– – 1946. Sôbre um novo Orthocladiinae neotrópico (Diptera, Chironomidae). – Papeis Avulsos Dept. Zool., Secret. Agric., São Paulo **31**: 279-282. NT+

– – 1949. Sôbre uma nova espécie neotrópica do gênero "*Cardiocladius*" Kieffer, 1912 (Diptera: Chironomidae). – Rev. Bras. Biol. **9** (1): 5-8. NT+

– – 1950a. Sôbre duas novas espécies neotrópicas do gênero "*Telmatogeton*" Schiner, 1866 (Diptera, Chironomidae). – Mem. Inst. Oswaldo Cruz Rio de J. **48**: 469-477 + 4pp. figs. NT+

– – 1950b (engl. translation of 1950a). On two new Neotropical species of the genus "*Telmatogeton*" Schiner, 1866 (Diptera, Chironomidae). – Mem. Inst. Oswaldo Cruz Rio de J. **48**: 479-485. NT+

– – 1950c. Sôbre uma nova espécie neotrópica do gênero "*Clunio*" Haliday, 1855 (Diptera, Chironomidae). – Rev. Bras. Biol. **10** (4): 493-500. NT+

– – 1951. Nova espécie neotrópica do gênero "*Cardiocladius*" Kieffer, 1912 (Diptera, Chironomidae). – Papeis Avulsos Dept. Zool., Secret. Agric., São Paulo. **10** (6): 133-138. NT+

– – 1953. Sôbre a presença do gênero "*Clinotanypus*" Kieffer, 1913 na região neotrópica com a descrição de duas espécies novas (Diptera, Chironomidae). – Rev. Bras. Biol. **13** (3): 275-282. NT+

– – 1954. Sôbre "*Telmatogeton atlanticum*" Oliveira, 1950, com a descrição do alótipo fêmea. – Mem. Inst. Oswaldo Cruz Rio de J. **52** (1): 149-153. NT+

– – 1955. Sôbre o *Chironomus brasiliensis* Wiedemann, 1828 (Diptera, Chironomidae). – Arq. Mus. Nac. Rio de J. **42**: 453-458. NT+

– – 1961. Contribuição para o conhecimento dos gêneros *Clinotanypus* e *Coelotanypus* (Diptera: Chironomidae). – Unpubl. thesis, 74 pp. NT+

– – 1967. Novo gênero de Chironomidae da Amazônia (Insecta, Diptera). – Atas Simpósio Biota Amazônica **5** (Zool.): 417-419. NT+

– – & H. Lent 1962. Preliminary notes on chironomid (Diptera) intersexuality induced by *Agamomermis* (Nematoda). – Rev. Bras. Biol. **22** (4): 357-365. NT+

– – & M. C. Messias 1989. Sobre uma nova espécie do gênero *Aedokritus* Roback, 1958 (Diptera: Chironomidae). – Mem. Inst. Oswaldo Cruz Rio de J. 84, Suppl. **4**: 405-407. NT+

– – , – – & A. da Silva-Vasconcelos 1992. On a new neotropical genus of the subfamily Tanypodinae (Diptera, Chironomidae). – Mem. Inst. Oswaldo Cruz Rio de J. **87**, Suppl. 1: 161-165. NT+

– – , – – & A. R. dos Santos 1995. A new genus and new species of neotropical Orthocladiinae (Diptera, Chironomidae). Pp. 409-412 in: Cranston, P. S. (ed.), Chironomids: From genes to ecosystems, CSIRO. – East Melbourne, VI + 482 pp. NT+

Oliver, D. R. 1985. Review of *Xylotopus* Oliver and description of *Irisobrillia* n. gen. (Diptera: Chironomidae). – Can. Entomol. **117** (9): 1093-1110. NT+

– – & M. E. Dillon 1994. Corrections and additions to "A catalog of Nearctic Chironomidae". – Proc. Entomol. Soc. Wash. **96** (1): 8-10. NT+

– – , – – & P. S. Cranston 1990. A catalog of Nearctic Chironomidae. – Agric. Can. Res. Branch, Publ. 1857/B, 89 pp. NT+

Ortiz, C. S. see: Townes, H. K. 1946. NT+

Ospina Torres, R. 1992. Die Chironomidenfauna zentral-amazonischer Waldbäche. – Doct. diss., Univ. München, Germany, 2 Vols., 377 + 221 pp. NT+

Pagast, F. 1947. Systematik und Verbreitung der um die Gattung *Diamesa* gruppierten Chironomiden. – Arch. Hydrobiol. **41**: 435-596. NT+

Paggi, A. C. 1975. Formas imaginales y preimaginales de *Chironomus (Dicrotendipes) alsinensis* sp. nov. (Diptera, Chironomidae). – Neotrópica (La Plata) **21** (66): 149-156. NT+

– – 1977a. Formas imaginales y preimaginales de Quironómidos (Diptera) II. *Parachironomus longistilus* sp. nov. – Limnobios **1** (6): 200-206. NT+

– – 1977b. Formas imaginales y preimaginales de Quironómidos (Diptera) III *Chironomus* (s. str.) *domizii* sp. nov. – Neotrópica (La Plata) **23** (69): 103-111. NT+

– – 1978. Formas imaginales y preimaginales de Quironómidos (Diptera) IV. *Dicrotendipes nestori* sp. nov. – Limnobios **1** (7): 235-241. NT+

– – 1979 ("1978"). Dos nuevas especies del género *Parachironomus* Lenz (Diptera, Chironomidae) y nuevas citas de Quironómidos para la República Argentina. – Physis Secc. B **38** (94): 47-54. NT+

– – 1981. Presencia de *Clunio brasiliensis* Oliveira 1950 (Diptera Chironomidae Orthocladiinae) en Puerto Deseado, Argentina. – Physis, Secc. A **40** (98): 47-49. NT+

– – 1982. Chironomidae de ecosistemas leníticos de la Argentina. Caracteres exosomáticos y genitales de los estadios y estados como base taxonómica (Insecta, Diptera). – Ph.D. diss., Univ. Nacional La Plata, Argentina, 289 pp. NT+

– – 1984. Formas imaginales y preimaginales de Quironómidos (Diptera: Tanypodinae). V. *Djalmabatista lacustris* sp. nov. – Rev. Soc. Entomol. Argent. **43** (1-4): 75-83. NT+

– – 1985a. Two new species of the genus *Clunio* (Diptera: Chironomidae). – Proc. Entomol. Soc. Wash. **87** (2): 460-466. NT+

– – 1985b. *Thienemanniella desertica* sp. nov. de la República Argentina (Diptera Chironomidae Orthocladiinae). – Neotrópica (La Plata) **31** (85): 49-53. NT+

– – 1986. Quironómidos de la República Argentina II. *Coelotanypus ringueleti* sp. nov. (Diptera Tanypodinae). – Neotrópica (La Plata) **32** (86): 139-147. NT+

– – 1987. Formas imaginales y preimaginales de Quironómidos (Diptera: Chironominae) VI. *Dicrotendipes pellegriniensis* sp. nov. y *D. embalsensis* sp. nov. – Limnobios **2** (9): 695-706. NT+

– – 1988 ("1987 (1985)"). Quironómidos de la República Argentina. I. *Ablabesmyia (Karelia) bianulata* sp. nov. (Diptera Tanypodinae). – Rev. Soc. Entomol. Argent. **44** (3-4): 329-335. NT+

– – 1992. Two new species of genus *Tanytarsus* from Argentina (Diptera, Chironomidae). – Fragm. Entomol. **23** (2): 299-306. NT+

– – 1993a. Formas imaginales y preimaginales de Quironómidos (Diptera: Chironomidae). VII. *Coelotanypus lobensis* sp. nov. y descripción de la larva y pupa de *C. ringueleti* Paggi, 1986. – Rev. Soc. Entomol. Argent. **52** (1-4): 5-12. NT+

– – 1993b. Redescription of *Pseudosmittia bilobulata* (Edw.) comb n. (=*Spaniotoma (Smittia) bilobulata* Edwards 1931) and description of *P. neobilobulata* sp. n. (Diptera: Chironomidae) from Argentina. – Ann. Limnol. **29** (2): 171-174. NT+

Palacios-Vargas, J. G., Llampallas, J. & C. L. Hogue 1982. Preliminary list of the insects and related terrestrial Arthropoda of Socorro Island, Islas Revillagigedo, Mexico. – Bull. S. Calif. Acad. Sci. **81** (2): 138-147. NT+

Palomäki, R. 1987. The Chironomidae of some lakes and rivers in Nicaragua. – Entomol. Scand. Suppl. **29**: 45-49. NT+

Pearse, A. S. 1936. Chironomid larvae from Yucatan. P. 151 in: Pearse, A. S., Creaser, E. P. & F. G.Hall, The cenotes of Yucatan. A zoological and hydrological survey. – Carnegie Inst., Washington, 304 pp. NT+

– – 1938. Insects from Yucatan caves. Pp. 237, 244 in: Pearse, A. S. (ed.), Fauna of the caves of Yucatan. – Carnegie Inst., Washington. NT+

Peck, S. B. 1994a. Aerial dispersal of insects between and to islands in the Galápagos archipelago, Ecuador. – Ann. Entomol. Soc. Am. **87**: 218-224. NT+

1994b. Sea-surface (pleuston) transport of insects between islands in the Galápagos archipelago, Ecuador. – Ann. Entomol. Soc. Am. **87**: 576-582. NT+

Pérez R., G. & G. Roldán P. 1978. Niveles de contaminación por detergentes y su influencia en las comunidades bénticas del río Rionegro. – Actual. Biol. **7** (24): 27-36. NT+

Pescador, M. L. & W. L. Peters 1987. Revision of the genera *Meridialaris* and *Massartellopsis* from South America (Ephemeroptera: Leptophlebiidae: Atalophlebiinae). – Trans. Am. Entomol. Soc. **112**: 147-189. NT+

Philinkova, T. N. & S. I. Belyanina 1993. "The characteristics of two northern species of the genus *Chironomus* (Chironomidae, Diptera)". [in Russian, with engl. summary] – Zool. Zhurnal **72** (10): 113-123

Philippi, R. A. 1865. Aufzählung der chilenischen Dipteren. – Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien **15** (4; Abhandl.): 595-782 + 8 pl. NT+

Picado, C. 1913. Chapitre IV. Biologie et morphologie de quelques animaux broméIicoles. 1. Chironomidae. Pp. 280-296 in: Les broméliacées épiphytes considérées comme milieu biologique. – Bull. Sci. Fr. Belg., 7e Sér. **47** (3): 215-360. NT+

Pinto-Coelho, R. M. 1987. Flutuações sazonais e de curta duração na comunidade zooplanctônica do Lago Paranoá, Brasília – DF: Brasil. – Rev. Bras. Biol. **47** (1&2): 17-29. NT+

Platzer, I. 1967. Untersuchungen zur Temperaturadaptation der tropischen Chironomidenart *Chironomus strenskei* [sic!] Fittkau (Diptera). – Z. Vergl. Physiol. **54**: 58-74. NT+

Platzer-Schultz, I. 1968a. Zum Problem der Bedeutung des larvalen Hämoglobins für die Atmung der tropischen Chironomide *Chironomus strenzkei* Fittkau (Diptera). – Z. Vergl. Physiol. **58**: 229-240. NT+

– – 1968b. Zur Erholungsatmung der Larven von *Chironomus strenzkei* Fittkau (Diptera) mit unterschiedlichem Hämoglobingehalt. – Z. Vergl. Physiol. **60**: 269-274. NT+

– – 1970. Zur Atmungsphysiologie verschiedener Entwicklungsstadien von *Chironomus strenzkei* Fittkau (Diptera). – Z. Vergl. Physiol. **67**: 179-185. NT+

– – & U. Welsch 1969. Zur Entstehung und Feinstruktur der peritrophischen Membran der Larven von *Chironomus strenzkei* Fittkau (Diptera). – Z. Zellforsch. **100**: 594-605. NT+

Ratcliffe, B. C. & N. D. Penny 1978. Catálogo dos tipos de invertebrados depositados nas coleções entomológicas do INPA – Manaus. – Acta Amazonica **8** (4): 689-697. NT+

Reiss, F. 1972. Die Tanytarsini (Chironomidae, Diptera) Südchiles und Westpatagoniens. Mit Hinweisen auf die Tanytarsini-Fauna der Neotropis. – Stud. Neotrop. Fauna **7**: 49-94. NT+

– – 1973. Zur Hydrographie und Makrobenthosfauna tropischer Lagunen in den Savannen des Território de Roraima, Nordbrasilien. – Amazoniana **4**: 367-378. NT+

– – 1974a. Vier neue *Chironomus*-Arten (Chironomidae, Diptera) und ihre ökologische Bedeutung für die Benthosfauna zentralamazonischer Seen und Überschwemmungswälder. – Amazoniana **5**: 3-23.. NT+

– – 1974b. Die in stehenden Gewässern der Neotropis verbreitete Chironomidengattung *Goeldichironomus* Fittkau (Diptera, Insecta). – Stud. Neotrop. Fauna **9**: 95-122. NT+

– – 1976a. Charakterisierung zentralamazonischer Seen aufgrund ihrer Makrobenthosfauna. – Amazoniana **6**: 123-134. NT+

– – 1976b. Die Benthoszoozönosen zentralamazonischer Várzeaseen und ihre Anpassungen an die jahresperiodischen Wasserstandsschwankungen. – Biogeographica **7**: 125-135. NT+

– – 1977a. Qualitative and quantitative investigations on the macrobenthic fauna of Central Amazon lakes. I. Lago Tupé, a black water lake on the lower Rio Negro. – Amazoniana **6**: 203-235. NT+

– – 1977b. Chironomidae. Pp. 277-280 in: Hurlbert, S. H. (ed.), Biota acuática de Sudamerica austral. – San Diego State Univ., XIV + 342 pp. NT+

– – 1977c. The benthic zoocoenoses of central Amazon várzea lakes and their adaptations to the annual water level fluctuations. – Geo-Eco-Trop. **1**: 65-75. NT+

– – 1981. Chironomidae. Pp. 261-268 in: Hurlbert, S. H., Rodriguez, G. & N. D. Santos (eds.), Aquatic biota of tropical South America, Part I: Arthropoda. – San Diego State Univ., XII + 323 pp. NT+

– – 1982. Chironomidae. Pp. 433-438 in: Hurlbert, S. H. & A. Villalobos-Figueroa (eds.), Aquatic biota of Mexico, Central America and the West Indies. – San Diego, California, 529 pp. NT+

– – 1984. New faunistic records of Chironomidae from the Zoologischen Staatssammlung, München. – Chironomus **3** (1): 5. NT+

– – 1985. Die panamerikanisch verbreitete Tanytarsini-Gattung *Skutzia* gen. nov. (Diptera, Chironomidae). – Spixiana Suppl. (Munich) **11**: 173-178. NT+

– – 1989. *Pelomus* gen. nov., ein weiterer potamobionter Vertreter des *Harnischia*-Komplexes aus dem Amazonasbecken (Chironomidae, Diptera). – Acta Biol. Debr. Oecol. Hungar. **2**: 305-314. NT+

– – 1990. Revision der Gattung *Zavreliella* Kieffer, 1920 (Diptera, Chironomidae). – Spixiana (Munich) **13** (1): 83-115. NT+

– – & J. E. Sublette 1985. *Beardius* new genus with notes on additional Pan-American taxa (Diptera, Chironomidae). – Spixiana Suppl. (Munich) **11**: 179-193. NT+

Rempel, J. G. 1937. A new species of *Anatopynia* (Dipt., Chironomidae) from Colombia. – Rev. Entomol. **7**: 413-416. NT+

– – 1939. Neue Chironomiden aus Nordostbrasilien. – Zool. Anz. **127**: 209-216. NT+

Roback, S. S. 1958. Results of the Catherwood Foundation Peruvian Amazon Expedition. A new genus and species of Tendipedini from Peru with some observations on related genera. Diptera, Tendipedidae (=Chironomidae). – Notulae Nat. **304**: 1-5. NT+

– – 1960. Results of the Catherwood Foundation Peruvian Amazon Expedition. New species of Tendipedidae (Diptera). – Trans. Am. Entomol. Soc. **86**: 87-107. NT+

– – 1962. Some new Tendipedidae from the Canal Zone. – Notulae Nat. **355**: 1-10. NT+

– – 1963. New Neotropical *Coelotanypus* (Diptera, Tendipedidae, Pelopiinae). – Entomol. News **74**: 169-176. NT+

– – 1964a. A new *Pelopia* from Mexico (Diptera: Tendipedidae). – Entomol. News **75** (6): 141-143. NT+

– – 1964b. New record of *Coelotanypus cletic* [sic!] Roback (Diptera: Tendipedidae). – Entomol. News **75**: 186. NT+

– – 1964c. Redescription and new records of *Coelotanypus humeralis* (Loew), (Diptera: Tendipedidae: Pelopiinae). – Notulae Nat. **369**: 1-4. NT+

– – 1965a. New species and records of *Coelotanypus* from Mexico and Central America with a key to the new world species south of the United States (Diptera: Tendipedidae). – Entomol. News **76**: 29-41. NT+

– – 1965b. A new subgenus and species of *Symbiocladius* from South America (Diptera: Tendipedidae). – Entomol. News **76**: 113-122. NT+

– – 1966. The Catherwood Foundation Peruvian-Amazon Expedition. XII. Diptera, with some observations on the salivary glands of the Tendipedidae. – Monogr. Acad. Nat. Sci. Philadelphia **14**: 305-375. NT+

– – 1970. Podonominae from Ecuador, with notes of the sense organs and pupal respiratory organs (Diptera, Chironomidae). – J. N. Y. Entomol. Soc. **78**: 148-169. NT+

– – 1971a. The subfamily Tanypodinae in North America (Diptera: Chironomidae). – Monogr. Acad. Nat. Sci. Philadelphia **17**: 1-410. NT+

– – 1971b. A new record and immature stages of *Clunio brasiliensis* Oliveira, with additional notes on the adults (Chironomidae: Clunioninae). – Notulae Nat. **444**: 1-12. NT+

– – 1974. The immature stages of the genus *Coelotanypus* (Chironomidae: Tanypodinae: Coelotanypodini) in North America. – Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia **126** (2): 9-19. NT+

– – 1976. The immature chironomids of the Eastern United States. I. Introduction and Tanypodinae – Coelotanypodini. – Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia **127**: 147-201. NT+

– – 1977a. First record of a chironomid larva living phoretically on an aquatic hemipteran (Naucoridae). – Entomol. News **88**: 192. NT+
– – 1977b. The immature chironomids of the Eastern United States. II. Tanypodinae – Tanypodini. – Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia **128**: 55-88. NT+
– – 1978. The immature chironomids of the Eastern United States. III. Tanypodinae – Anatopyniini, Macropelopiini and Natarsiini. – Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia **129**: 151-202. NT+
– – 1982a. The Tanypodinae (Diptera: Chironomidae) of Australia II. – Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia **134**: 80-112. NT+
– – 1982b. Some new *Procladius* (Chironomidae: Tanypodinae) species from Colombia. – Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia **134**: 122-126. NT+
– – 1982c. *Naelotanypus viridis*, a new genus and new species of Coelotanypodini (Diptera: Chironomidae: Tanypodinae) from Colombia. – Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia **134**: 135-138. NT+
– – 1983. *Ablabesmyia (Sartaia) metica*, a new subgenus and species (Diptera: Chironomidae: Tanypodinae). – Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia **135**: 236-240. NT+
– – 1985. The immature chironomids of the Eastern United States. VI. Pentaneurini – Genus *Ablabesmyia*. – Proc. Acac. Nat. Sci. Philadelphia **137** (2): 153-212. NT+
– – 1986. The immature chironomids of the Eastern United States. VII. Pentaneurini – Genus *Monopelopia* with redescription of the male adults and description of some Neotropical material. – Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia **138** (2): 350-365. NT+
– – 1987a. The immature chironomids of the Eastern United States. IX. Pentaneurini – Genus *Labrundinia* with the description of some Neotropical material. – Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia **139**: 159-209. NT+
– – 1987b. New species of *Labrundinia* from Colombia (Diptera: Chironomidae: Tanypodinae). – Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia **139**: 211-221. NT+
– – & W. P. Coffman 1977. New records of probable *Djalmabatista* species from eastern North America and Venezuela (Chironomidae: Tanypodinae). – Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia **128**: 49-54. NT+
– – & – – 1983. Results of the Catherwood Bolivian-Peruvian Altiplano Expedition Part II. Aquatic Diptera including montane Diamesinae and Orthocladiinae (Chironomidae) from Venezuela. – Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia **135**: 9-79. NT+
– – & R. P. Rutter 1988. *Denopelopia atria*, a new genus and species of Pentaneurini (Diptera: Chironomidae: Tanypodinae) from Florida. – Spixiana Suppl. (Munich) **14**: 117-127
– – & K.J. Tennessen 1978. The immature stages of *Djalmabatista pulcher* (=*Procladius (Calotanypus) pulcher* (Joh.)). – Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia **130**: 11-20. NT+
Robins, R. J., Gibson, C. W. D., Kirby, K. J. & S. M. Bunt 1974. Expedition report: Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia 1973. – Bull. Oxford Univ. Explor. Club **22**: 17-94. NT+
Robinson, G. S. 1984. Insects of the Falkland Islands: a check list and bibliography. – Brit. Mus. Nat. Hist., London. NT+
Rosas, I., Mazari, M., Saavedra, J. & A. P. Baez 1984. Benthic organisms as indicators for water quality in lake Patzcuaro, Mexico. – Wat. Air Soil Poll. **25**: 401-414. NT+
Rübsaamen, E. H. 1906. Chironomidae. Pp. 75-85, pl. IV + V in: Exped. Antarct. Belge, Résultats du voyage du S. Y. Belgica en 1897-1898-1899, Rapp. Sci., Zool., Insectes, Diptères. – Impr. Buschmann, Antwerp. NT+
Sæther, O. A. 1977. Female genitalia in Chironomidae and other Nematocera: morphology, phylogenies, keys. – Bull. Fish. Res. Board Can. **197**: 1-209. NT+
– – 1981. Orthocladiinae (Chironomidae: Diptera) from the British West Indies with descriptions of *Antillocladius* n. gen., *Lipurometriocnemus* n. gen., and *Diplosmittia* n. gen. – Entomol. Scand. Suppl. **16**: 1-46. NT+
– – 1982. Orthocladiinae (Diptera: Chironomidae) from SE U.S.A, with descriptions of *Plhudsonia, Unniella*, and *Platysmittia* n. genera and *Atellopodella* n. subgen. – Entomol. Scand. **13**: 465-510
– – 1983. Three new species of *Lopescladius* Oliveira, 1967 (syn. "*Cordites*" Brundin, 1966, n. syn.), with a phylogeny of the *Parakiefferiella* group. – Mem. Am. Entomol. Soc. **34**: 279-298. NT+
– – 1984. The immatures of *Antillocladius* Sæther, 1981 (Diptera: Chironomidae). – Aquat. Insects **6**: 1-6. NT+
– – 1985. The imagines of *Mesosmittia* Brundin, 1956, with description of seven new species (Diptera, Chironomidae). – Spixiana Suppl. (Munich) **11**: 37-54. NT+
– – 1988. *Diplosmittia recisus* spec. nov. from Peru (Diptera: Chironomidae). – Spixiana Suppl. (Munich) **14**: 45-47. NT+
– – 1990. A revision of the Neotropical types described as *Spaniotoma (Limnophyes)* by Edwards 1931, with the description of *Edwardsidia* gen. nov. (Diptera: Chironomidae). – Entomol. Scand. **21** (3): 305-319. NT+
– – 1995. *Metriocnemus* van der Wulp: seven new species, revision of species, and new records (Diptera: Chironomidae). – Ann. Limnol. **31** (1): 35-64. NT+
– – & X. Wang 1995. Revision of the genus *Paraphaenocladius* Thienemann, 1924 of the world (Diptera: Chironomidae, Orthocladiinae). – Entomol. Scand. Suppl. **48**: 1-69. NT+
Säwedal, L. 1981. Amazonian Tanytarsini II [sic!]. *Caladomyia* n. gen. and eight new species (Diptera: Chironomidae). – Entomol. Scand. **12**: 123-143. NT+
– – 1984. The *cururui*-group of the genus *Stempellinella*. Amazonian Tanytarsini II [sic!]. (Diptera: Chironomidae). – Entomol. Scand. **15**: 141-149. NT+
Savchenko, E. N., Oosterbroek, P. & J. Stary 1992. Family Limoniidae. Pp. 183-369. in: Soós, Á., Papp, L. & P. Oosterbroek (eds.), Catalogue of Palaearctic Diptera, Vol. 1. Trichoceridae – Nymphomyiidae. – Hung. Natl. Mus., Budapest, 520 pp.

Say, T. 1823. Descriptions of dipterous insects of the United States. – J. Acad. Nat. Sci. Philadelphia **3**: 9-54, 73-104
Schiner, J. R. 1868. Diptera (Subdivisio b. Polyneura. Familie: Chironomidae). Pp. 23-26 + pl. II in: Wüllerstorf-Urbair, B. von, Reise der österreichische Fregatte Novara. Zool., Vol. **2**, Abt. 1, Sect. B. – Wien, 388 pp. NT+
Schneiberg, A. 1985. Studie zur Morphologie, Systematik und Verbreitung Neotropischer Tanypodinae (Chironomidae, Diptera) auf der Grundlage der Puppenexuvien. – Diploma thesis, Univ. München, Germany, VI + 207 pp. NT+
Schneider, A. 1885. *Chironomus grimmii* und seine Parthenogenesis. – Zool. Beitr. **1**: 301-302
Schubart, O. 1946. Observações sôbre a produtividade biológica das águas de Monte Alegre. A fauna aquática da região. – Bol. Ind. Anim. **8**: 22-54. NT+
Serpa-Filho, A. & S. J. de Oliveira 1992. On a new neotropical species of the genus *Tanypus* Meigen, 1803 (Diptera: Chironomidae, Tanypodinae). – Mem. Inst. Oswaldo Cruz Rio de J. **87**, Suppl. 1: 259-262. NT+
Serrano, M. A. S. & U. Nolte 1996. A sit-and-wait predatory chironomid from tropical Brazil: *Fittkauimyia crypta* n. sp. (Diptera: Chironomidae). – Entomol. Scand. **27** (3): 251-258. NT+
Serra-Tosio, B. 1977. Deux nouvelles espèces de Diamesinae du Mexique. – Bull. Soc. Entomol. Fr. **82**: 99-104. NT+
Smart, J. 1938. Note on the insect fauna of the bromeliad, *Brochinia micrantha* (Baker) Mez., of British Guiana. – Entomol. Mon. Mag. **74**: 198-200. NT+
Solabarrieta, M. E. & F. H. Weibezahn 1980. Distribución y abundancia de los macroinvertebrados benticos del Lago de Valencia, Venezuela. – Acta Cient. Venez. **34** (1): 34-38. NT+
Soponis, A. R. 1987. *Paranilothauma* and *Neelamia*, new genera of Chironomini (Diptera: Chironomidae) from Brazil. – Stud. Neotrop. Fauna Environ. **22** (1): 11-24. NT+
Spies, M. 1991. Zur Systematik der Gattung *Parachironomus* Lenz (Diptera: Chironomidae) in der Neotropis. – Diploma thesis, Univ. München, Germany, 107 +5 pp. NT+
– – 1996. Neotropical bibliography and catalog: Announcement of work in progress and call for contributions. – Chironomus **9**: 13-20. NT+
– – , Fittkau, E. J. & F. Reiss 1994. The adult males of *Parachironomus* Lenz, 1921, from the Neotropical faunal region (Insecta, Diptera, Chironomidae). – Spixiana Suppl. (Munich) **20**: 61-98. NT+
Stone, A. & W. W. Wirth 1947. On the marine midges of the genus *Clunio* Haliday (Diptera: Tendipedidae). – Proc. Entomol. Soc. Wash. **49**: 201-224. NT+
Strickland, A. H. 1945. A survey of the arthropod soil and litter fauna of some forest reserves and cacao estates in Trinidad, British West Indies. – J. Anim. Ecol. **14** (1): 1-11. NT+
Strixino, G. & S. T. Strixino 1982. Macrobentos da represa do Monjolinho (São Carlos – SP). – Rev. Bras. Biol. **42** (1): 165-170. NT+
– – 1984. Macroinvertebrados associados a tapetes flutuantes de *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms, de um reservatório. – An. Sem. Reg. Ecol. **4**: 375-397. NT+
– – 1985. A temperatura e o desenvolvimento larval de *Chironomus sancticaroli* (Diptera: Chironomidae). – Rev. Bras. Zool. **3** (4): 177-180. NT+
– – & S. Trivinho-Strixino 1991. Chironomidae (Diptera) associados a sedimentos de reservatórios: significado dos diferentes povoamentos. – An. Sem. Reg. Ecol. **6**: 151-168. NT+
Strixino, S. T. 1980. Estudos sobre a fecundidade de *Chironomus sancticaroli* sp. n. (Diptera: Chironomidae). – Doct. thesis, Inst. Biociências, Univ. São Paulo, 157 pp. NT+
– – & G. Strixino 1982. Ciclo de vida de *Chironomus sancticaroli* Strixino and Strixino (Diptera: Chironomidae). – Rev. Bras. Entomol. **26** (2): 183-189. NT+
Stuardo O. C. see: Townes, H. K. 1946. NT+
Stumpp, B. 1993. Die Makrozoobenthosfauna südbrasilianischer Fließgewässer unter besonderer Berücksichtigung der Chironomiden und ihre indikative Bedeutung für Abwasserbelastung am Beispiel von Flüssen im Gebiet des Staates Rio de Janeiro. – Doct. diss., Univ. München, Germany, XIV + 445 pp. NT+
Sublette, J. E. 1960. Chironomid midges of California. I. Chironomidae, exclusive of Tanytarsini (=Calopsectrini). – Proc. U. S. Natl. Mus. **112**: 197-226
– – 1964. Chironomid midges of California. II. Tanypodinae, Podonominae, and Diamesinae. – Proc. U. S. Natl. Mus. **115**: 85-136
– – 1966. Type specimens of Chironomidae (Diptera) in the American Museum of Natural History. – J. Kans. Entomol. Soc. **39** (1): 1-32. NT+
– – 1967. Type specimens of Chironomidae (Diptera) in the Cornell University Collection. – J. Kans. Entomol. Soc. **40**: 477-564. NT+
– – & M. Mulla 1991. *Goeldichironomus amazonicus* (Diptera: Chironomidae), a potentially pestiferous midge recently discovered in California. – Entomol. News **102**: 47-49
– – & M. Sasa 1994. Chironomidae collected in Onchocerciasis endemic areas in Guatemala (Insecta, Diptera). – Spixiana Suppl. (Munich) **20**: 1-60. NT+
– – & M. S. Sublette 1973. Family Chironomidae. Pp. 389-422 in: Delfinado, M. & D. E. Hardy (eds.), A catalog of the Diptera of the Oriental region. Vol. I. Suborder Nematocera. – Univ. Press Hawai'i, Honolulu, 618 pp. NT+
– – & W. W. Wirth 1972. New genera and species of West Indian Chironomidae (Diptera). – Fla. Entomol. **55**: 1-17. NT+
Syrjämäki, J. 1965. Laboratory studies on the swarming behaviour of *Chironomus strenzkei* Fittkau in litt. (Dipt., Chironomidae). I. Mechanism of swarming and mating. – Ann. Zool. Fenn. **2**: 145-152. NT+

– – 1967. Laboratory studies on the swarming behaviour of *Chironomus strenzkei* Fittkau in litt. (Dipt., Chironomidae). II. Daily rhythm of swarming during artificially changed light intensities. – Ann. Zool. Fenn. **4**: 19-28. NT+

Thienemann, A. & J. J. Kieffer 1916. Schwedische Chironomiden. – Arch. Hydrobiol. Planktonk. Suppl. **2**: 483-554

Tower, W. V. 1912. A study of mosquitoes in San Juan, Porto Rico. – Puerto Rico Agric. Exper. Sta. Circular **14**:1-23. NT+

Townes, H. K. 1945. The nearctic species of Tendipedini (Diptera, Tendipedidae (=Chironomidae). – Am. Midl. Nat. **34**: 1-206. NT+

– – 1946. Tendipedidae (Chironomidae). Pp. 42-47 in: Stuardo Ortiz, C., Catálogo de los Dípteros de Chile. – Imprenta Universitaria, Santiago de Chile. NT+

Trajano, E. 1987. Fauna cavernícola Brasileira: composição e caraterização preliminar. – Rev. Bras. Zool. **3** (8): 533-561. NT+

Trivinho Strixino, S. & G. Strixino 1981. Nova espécie do gênero *Chironomus* Meigen do sul do Brasil (Diptera: Chironomidae). – Rev. Bras. Entomol. **25**: 333-340. NT+

Trivinho-Strixino, S. & G. Strixino 1989. Observações sobre a biologia da reprodução de um quironomídeo da região neotropical (Diptera, Chironomidae). – Rev. Bras. Entomol. **33** (2): 207-216. NT+

– – & – – 1991a. Duas novas espécies de *Nimbocera* Reiss (Diptera, Chironomidae) do Estado de São Paulo, Brasil. – Rev. Bras. Entomol. **35** (1): 173-178. NT+

– – & – – 1991b. Nova espécie de *Goeldichironomus* Fittkau (Diptera, Chironomidae) do Brasil. – Rev. Bras. Entomol. **35** (3): 593-602. NT+

– – & – – 1993. Estrutura de comunidade de insetos aquáticos associados à *Pontederia lanceolata* Nuttal [sic!]. – Rev. Bras. Biol. **53** (1): 103-111. NT+

– – & – – 1995. Larvas de Chironomidae (Diptera) do estado de São Paulo. Guia de identificação e diagnose dos gêneros. – Univ. Fed. São Carlos, II + 229 pp. NT+

Tucker, R. W. E. 1952. The insects of Barbados. – J. Agric. Univ. Puerto Rico **36**: 330-363. NT+

Turcotte, P. & P. P. Harper 1982a. The macroinvertebrate fauna of a small Andean stream. – Freshwater Biol. **12** (5): 411-419. NT+

– – 1982b. Drift patterns in a high Andean stream. – Hydrobiologia **89**: 141-151. NT+

Utermöhl, H. 1958. Zur Gewässertypenfrage tropischer Seen. – Int. Ver. Theor. Angew. Limnol. Verh. **13**: 236-241. NT+

Varela, M. E., Bechara, J. A. & N. L. Andreani 1983. Introducción al estudio del bentos del Alto Paraná. – Ecosur **10**: 103-126. NT+

– – 1986. El macrobentos y su relación con las fluctuaciones de salinidad en ríos y esteros del Chaco oriental (Argentina). – Ambiente Subtropical **1**: 134-147. NT+

Vargas, L. 1946. *Macropelopia roblesi* (Tendipedidae, Diptera) n. sp. neotropical procedente de Chiapas, Mexico. – Rev. Inst. Salubr. Enferm. Trop. (Mexico) **7**: 79-84. NT+

– – 1952. *Tendipes (Limnochironomus) californicus* y *Tendipes (Limnochironomus) figueroai* n. sp. (Diptera, Tendipedidae). – Rev. Soc. Mex. Hist. Nat. **13**: 47-51. NT+

Vockeroth, J. R. 1949. Taxonomic studies in the Tendipedidae of Mexico (Diptera, Nematocera). – Master's thesis, Univ. Saskatchewan, 64 pp. NT+

Wais, I. R. 1987. Macrozoobenthos of Negro River Basin, Argentine Patagonia. – Stud. Neotrop. Fauna Environ. **22** (2): 73-91. NT+

– – 1990. A checklist of the benthic macroinvertebrates of the Negro River basin, Patagonia, Argentina, including an approach to their functional feeding groups. – Acta Limnol. Bras. **3**: 829-845. NT+

Walker, F. 1837. Descriptions, & c. of the Diptera. Pp. 331-359 in: Curtis, J., Haliday, A. H. & F. Walker, Descriptions, & c. of the insects collected by Captain P. P. King, R.N., F.R.S., in the survey of the Straits of Magellan. – Trans. Linn. Soc. London **17** (3): 315-359. NT+

– – 1848. List of the specimens of dipterous insects in the collection of the British Museum. Vol. **1**. – Trustees Brit. Mus., London, 229 pp. NT+

– – 1856. Insecta Saundersiana. Vol. **1**. – J. Van Voorst, London, 474 pp. + 8 pl

Walker, I. 1986. Experiments on colonization of small water bodies by Culicidae and Chironomidae as a function of decomposing plant substrates and their implications for natural Amazonian ecosystems. – Amazoniana **10** (1): 113-125. NT+

– – 1987. The biology of streams as part of Amazonian forest ecology. – Experientia (Basel) **43**: 279-287. NT+

Walley, G. S. 1926. New Canadian Chironomidae. – Can. Entomol. **58**: 64-65

– – 1934. Chironomidae. Pp. 306-307 + 3 figs. in: Curran, C. H., The Diptera of Kartabo, Bartica District, British Guiana, with descriptions of new species from other British Guiana localities. – Bull. Am. Mus. Nat. Hist. **66** (3): 287-532. NT+

Watson, C. N. jr. & M. W. Heyn 1992. A preliminary survey of the Chironomidae (Diptera) of Costa Rica, with emphasis on the lotic fauna. – Nethlds. J. Aquat. Ecol. **26** (2-4): 257-262. NT+

Weber, C. 1985. *Hypostomus dlouhyi* nouvelle espèce de poisson-chat cuirassé du Paraguay (Pisces, Siluriformes, Loricariidae). – Rev. Suisse Zool. **92** (4): 955-968. NT+

Weyenbergh, H. 1873. Ueber ein zweiköpfiges Monstrum (Larve von *Chironomus*) und über Insecten-Monstren überhaupt. – Stettiner Entomol. Zeitg. **34**: 452-458. NT+

– – 1874. Sobre un monstruo dicéfalo (larva de *Chironomus*) y sobre monstruos de insectos en general (con fig.). – Periódico Zool. Argent. **1**: 50-57. NT+

– – 1875. Revista y enumeración de escritos zoológicos sobre el territorio de Sud-America. – IV. Escritos sobre dípteros. – Periódico Zool. Argent. **1**: 313-316. NT+
– – 1882. Los habitantes del Rio Primero. – Rius & Becchi, Montevideo, 27 pp., 1 pl. NT+
– – 1886. Dipterologische Fragmenten. – Tijdschr. Entomol. **29**: 125-133. NT+
Wiedemann, C. R. W. 1820. Diptera exotica. – Kieliae (Kiel), 101 pp. NT+
– – 1828. Aussereuropäische zweiflügelige Insekten. Bd. I. – Hamm, 32 + 608 pp., VII pl. NT+
Wiedenbrug, S. 1993. Aspectos da estrutura espacial da macrofauna bêntica da Lagoa Emboaba, RS. – Master's thesis, Univ. Federal Rio Grande do Sul, Brazil, 157 pp. NT+
Wiederholm, T. (ed.) 1983. Chironomidae of the Holarctic region. – Keys and diagnoses. Part 1. Larvae. – Entomol. Scand. Suppl. **19**: 457 pp. NT+
– – 1986. Chironomidae of the Holarctic region. – Keys and diagnoses. Part 2. Pupae. – Entomol. Scand. Suppl. **28**: 482 pp. NT+
– – 1989. Chironomidae of the Holarctic region. – Keys and diagnoses. Part 3. Adult males. – Entomol. Scand. Suppl. **34**: 532 pp. NT+
Willassen, E. 1995. *Mapucheptagyia brundini* n. gen., n. sp. – a new Diamesinae from Chile. pp. 437-442 in: Cranston, P. S. (ed.), Chironomidae: From genes to ecosystems. – CSIRO, East Melbourne, VI + 482 pp. NT+
Williston, S. W. 1896. On the Diptera of St. Vincent (West Indies). – Trans. R. Entomol. Soc. London **3**: 253-308, pl. VIII-XIV. NT+
Winder, J. A. 1977. Some organic substrates which serve as insect breeding sites in Bahian cocoa plantations. – Rev. Bras. Biol. **37** (2): 351-356. NT+
– – & P. Silva 1972. Cacao pollination: Microdiptera of cacao plantations and some of their breeding places. – Bull. Entomol. Res. **61**: 651-655. NT+
Winnertz, J. 1846. Beschreibung einiger neuer Gattungen aus der Ordnung der Zweiflügler. – Stettiner Entomol. Zeitg. **7**: 11-20
Wirth, W. W. 1947. Notes on the genus *Thalassomyia* [sic!] Schiner, with descriptions of two new species. (Diptera: Tendipedidae). – Proc. Hawaiian Entomol. Soc. **13**: 117-139. NT+
– – 1949. A revision of the Clunionine midges with descriptions of a new genus and four new species (Diptera: Tendipedidae). – Univ. Calif. Publ. Entomol. **8** (4): 151-182. NT+
– – 1952. Los insectos de las islas Juan Fernandez. 7. Heleidae and Tendipedidae (Diptera). – Rev. Chil. Entomol. **2**: 87-104. NT+
– – 1957. Los insectos de las islas Juan Fernandez. 32. Heleidae and Tendipedidae (Diptera) (Suppl. Report). – Rev. Chil. Entomol. **5**: 399-401. NT+
– – 1969. New species and records of Galápagos Diptera. – Proc. Calif. Acad. Sci., 4th Ser. **36** (20): 571-594. NT+
– – 1974. 14. Family Ceratopogonidae. Pp. 14.1-14.89 in: Papavero, N. (ed.), A catalogue of the Diptera of the Americas south of the United States. – Mus. Zool. Univ. São Paulo
– – 1979. *Siolimyia amazonica* Fittkau, an aquatic midge new to Florida with nuisance potential. – Fla. Entomol. **62**: 134-135. NT+
Woke, P. A. 1947. Arthropods of sanitary importance in the Republic of Nicaragua, Central America. – Am. J. Trop. Med. **27**: 357. NT+
Wolfhuegel, K. 1930. Contribución al conocimiento de la flora y fauna de la alta Cordillera de Mendoza. – Buenos Aires, 20 pp. NT+
Wolcott, G. N. (1948) 1951. The insects of Puerto Rico. – J. Agric. Univ. Puerto Rico **32**: 1-975. NT+
Woodley, N. E. & D. J. Hilburn 1994. The Diptera of Bermuda. – Contrib. Am. Entomol. Inst. **28** (2): 1-64. NT+
Wülker, W., Devai, G. & I. Devai 1989. Computer assisted studies of chromosome evolution in the genus *Chironomus* (Dipt.). Comparative and integrated analysis of chromosome arms A, E and F. – Acta Biol. Debr. Oecol. Hungar. **2**: 373-387. NT+
– – & E. Morath 1989. South American *Chironomus* (Dipt.) – karyotypes and their relations to North America. – Acta Biol. Debr. Oecol. Hungar. **2**: 389-397. NT+
– – , Sublette, J. E., Morath, E. & J. Martin 1989. *Chironomus columbiensis* n. sp. in South America and *Chironomus anonymus* Williston in North America – closely related species. – Stud. Neotrop. Fauna Environ. **24** (3): 121-136. NT+
Wulp, F. M. van der 1859. Beschrijving van eenige nieuwe of twijfelachtige soorten van Diptera uit de familie der Nemocera. – Tijdschr. Entomol. **2**: 159-185 + 2 pp. figs
– – 1874. Dipterologische Aanteekeningen. – Tijdschr. Entomol. **17**: 109-148
Zaret, T. M. 1984. Central American limnology and Gatún Lake, Panamá. Pp. 447-465 in: Taub, F. B. (ed.), Lakes and reservoirs, Ecosystems of the World, Vol. **23**. – Elsevier, Amsterdam, XIII + 643 pp. NT+
Zetterstedt, J. W. 1850. Diptera scandinaviae disposita et descripta [part]. – Lundae (=Lund), **9**: 3367-3710
Zimsen, E. 1964. The type material of I.C. Fabricius. – Copenhagen, 656 pp. NT+

4 Appendix

4.1 Index

Individual taxa listed below in ***boldface italics*** are considered **both** to bear non-dubious names **and** to at least possibly occur in the Neotropics. See chapter 2.1 under "Typographics".

Since the catalog contains names of widely differing taxonomic precision, the genus and species name combination in any particular index entry line is not necessarily reliable by itself. Always consult the text page referred to!

Index page numbers given in *italics* refer to an entry in the taxonomic commentary (chapter 2.3).

4.2 Abbreviations

General

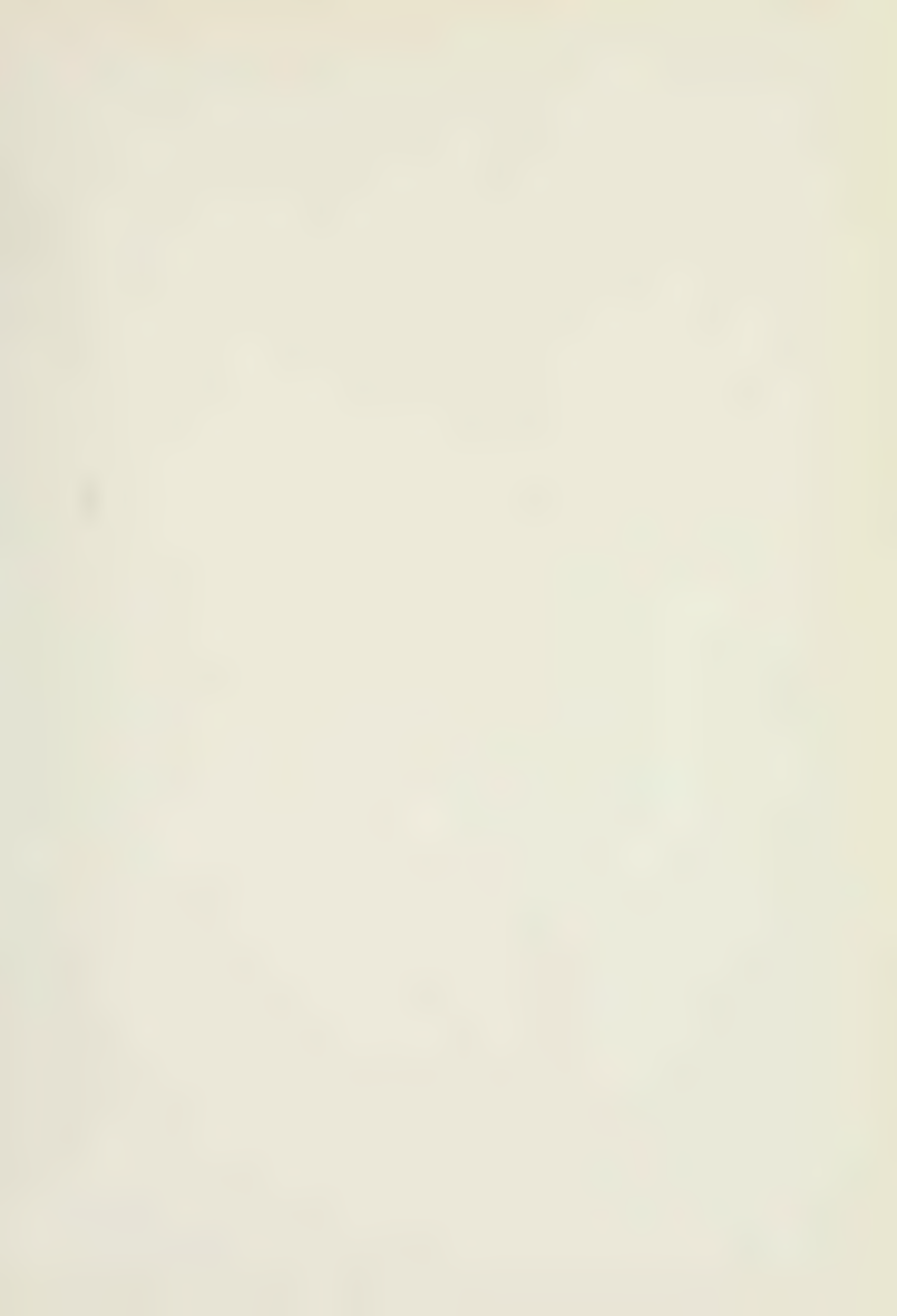
Art.	(ICZN) Article
coll(s).	collection(s)
des.	designation
ICZN	International Code of Zoological Nomenclature
incl.	including
incorr.	incorrect
jun.	junior
loc.	locality
misid.	misidentifications
orig.	original(ly)
preocc.	preoccupied
prim.	primary
rec.	record
sen.	senior
subseq.	subsequent
var.	variant
ZSM	Zoologische Staatssammlung, München

Life stages

A	unspecified adult
E	egg or egg mass
ex	exuviae
F	adult female
I	unspecified immatures
K	larval karyotype
L	larva
M	adult male
P	pupa
ph	pharate
T	larval tube

World regions

AF	Afrotropical
ANT	Antarctic and subantarctic islands
AU	Australasian and Oceanian
HA	Holarctic
NA	Nearctic
PA	Palaearctic
OR	Oriental



SPIXIANA	Supplement 22	1-119	München, 01.11.1996	ISSN 0177-7424	ISBN 3-931516-12-1

INHALT - CONTENTS

